Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Andrej Petr

Faktory ovlivňující druhovou bohatost ektomykorhizních hub na velkých prostorových škálách

Drivers of ectomycorrhizal fungal species richness on large spatial scales

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Petr Kohout, Ph.D.

Praha, 2023

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval zejména svému školiteli Mgr. Petru Kohoutovi, Ph.D. za jeho trpělivost a vstřícné předávání rad o tajemném světě hub. Nemalé poděkování patří i mé rodině a přátelům, kteří mě při psaní této práce podporovali a dále všemu živému, co mohu poznávat.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 1.5.2023

Podpis

Abstrakt

Ektomykorhizní (EcM) houby tvoří mutualistické vztahy s částí nahosemenných a krytosemenných dřevin, které mají významnou roli pro fungování většiny terestrických ekosystémů. Pomocí enzymů schopných vyvazovat dusík a fosfor z komplexních organických sloučenin zpřístupňují EcM houby tyto prvky svým hostitelským rostlinám, které jim na oplátku poskytují uhlíkaté látky, na nichž jsou EcM houby životně závislé. Jednotlivé druhy EcM hub se však mezi sebou vzájemně liší ve své schopnosti vyvazovat dusík a fosfor z organických sloučenin, podobně jako ve svých požadavcích na uhlíkaté látky od rostlin. Význam EcM symbiózy pro ekosystém proto závisí na druhové bohatosti přítomných EcM hub, kterou na velkých prostorových škálách ovlivňuje řada vzájemně interagujících faktorů, mezi něž patří zejména hustota a diverzita hostitelských rostlin, klima a vlastnosti půdy. Jelikož EcM houby vykazují obecně nízké hostitelské preference, má na jejich druhovou bohatost na globální škále hustota hostitelské vegetace a s tím spojená vyšší dostupnost živin pro EcM houby větší vliv než fylogenetická diverzita hostitelských rostlin. Kromě těchto environmentálních faktorů se však rozšíření EcM hub silně odvíjí od jejich biogeografické historie. V kontextu současné klimatické změny nabývá výzkum druhové bohatosti EcM hub značné důležitosti.

Klíčová slova

ektomykorhizní symbióza, druhová bohatost, rozšíření, hostitelské rostliny, biogeografická historie, hostitelské preference

Abstract

Ectomycorrhizal (EcM) fungi form mutualistic relationships with some woody gymnosperms and angiosperms that play an important role in the functioning of most terrestrial ecosystems. Using enzymes capable of sequestering nitrogen and phosphorus from complex organic compounds, EcM fungi make these elements available to their host plants, which in turn provide them with the carbon compounds on which EcM fungi are vitally dependent. However, different species of EcM fungi differ from each other in their ability to sequester nitrogen and phosphorus from organic compounds, as well as in their carbon requirements from plants. The importance of the EcM symbiosis for the ecosystem therefore depends on the species richness of the EcM fungi, which is influenced at large spatial scales by a number of interacting factors, in particular the density and diversity of host plants, climate and soil properties. As EcM fungi generally exhibit low host preference, the density of host vegetation and the associated higher nutrient availability for EcM fungi has a greater influence on their species richness on a global scale than the phylogenetic diversity of host plants. In addition to these environmental factors, however, the distribution of EcM fungi is strongly related to their biogeographic history. In the context of current climate change, research on the species richness of EcM fungi is of considerable importance.

Key words

ectomycorrhizal symbiosis, species richness, species distribution, host plants, biogeographic history, host preference

Obsah

1. Úvod ... 1
1.1. Cíle práce ... 2
2. Fylogeneze ektomykorhizních hub ... 3
2.1. Vznik ektomykorhizy a fylogenetických linií ektomykorhizních hub ... 3
2.2. Vztah ektomykorhizních hub k rostlinné čeledi Pinaceae a jejich přechod ke krytosemenným rostlinám ... 4
3. Rozšíření hostitelských rostlin ... 6
3.1. Biogeografická historie ektomykorhizních rostlin ... 6
3.2. Současné rozšíření ektomykorhizních rostlin ... 7
4. Rozšíření ektomykorhizních hub na velkých prostorových škálách ... 11
4.1. Hypotéza Baase Beckinga ... 11
4.1.1. Vliv biogeografické historie na rozšíření ektomykorhizních hub ... 11
4.1.2. Disperzní limitace ektomykorhizních hub ... 12
4.2. Vliv fylogenetické diverzity a hustoty hostitelských rostlin na druhovou bohatost ektomykorhizních hub ... 13
4.2.1. Tropické deštné lesy ... 15
4.2.2. Savany ... 16
4.2.3. Mediterán ... 17
4.2.4. Temperátní lesy ... 18
4.2.5. Boreální lesy ... 19
4.2.6. Tundra ... 20
4.3. Vliv klimatu na druhovou bohatost ektomykorhizních hub ... 20
4.4. Vliv půdního chemismu na druhovou bohatost ektomykorhizních hub ... 22
4.5. Vzájemné interakce environmentálních faktorů ... 23
4.6. Porovnání diverzity EcM hub mezi různými ekosystémy ... 23
5. Závěr ... 25
6. Seznam použité literatury ... 26

1. Úvod

Ektomykorhizní symbióza jako typ mutualistické symbiózy poskytuje důležité benefity oběma symbiotickým partnerům, mykorhizním rostlinám i houbám. Ektomykorhizní houby z prostředí přijímají jak mineralizované formy dusíku, tak díky svým enzymům, vyvazují dusík z komplexních sloučenin v půdě, a ten pak předávají rostlinám (Chalot & Brun 1998). Takové zpřístupnění dusíku hostitelským rostlinám je zásadní pro rostlinnou produktivitu, jelikož EcM rostliny dominují především v ekosystémech, ve kterých je obsah rostlinami využitelných forem dusíku v půdě často limitujícím faktorem (Smith & Read 2008). Ektomykorhizní houby kromě dusíku vyvazují z organických sloučenin také fosfor, který rostlinám obdobně zpřístupňují (Hagerberg et al. 2003). Fosfor se v půdě vyskytuje i ve formě anorganického fosfátu, který rostliny dokážou přijímat (Plassard et al. 2011). Mnoho živinami bohatých míst v půdě však zůstává pro relativně široké kořenové vlásky rostlin nepřístupno. Extraradikální mycelium EcM hub díky své tenkosti dokáže taková místa v půdě kolonizovat, a tím rostlinám zpřístupnit prostorově nedosažitelné živiny (Smith & Read 2008). Mezi další prvky, které EcM houby svým hostitelům poskytují, patří hořčík, draslík a vápník. Ektomykorhizní houby pomáhají rostlinám získávat z půdy také vodu. Kromě výživy hostitelů zvyšují EcM houby též jejich toleranci proti stresu, např. proti vyschnutí, patogenům (Smith & Read 2008) a proti toxickému působení těžkých kovů, které houby akumulují (Borovička & Řanda 2007). Hostitelské rostliny výměnou svým EcM symbiontům poskytují část asimilátů, které vytvořily fotosyntézou. Ač si mnohé druhy EcM hub částečně zachovaly enzymatickou výbavu pro rozklad složitých organických polymerů (hemicelulózy, xylanů, chitinu, celulózy, ligninu atd.), nedokážou tyto polymery využívat jako zdroj uhlíkatých látek pro produkci své biomasy (Lindahl & Tunlid 2015).

Jednotlivé druhy EcM hub se mezi sebou liší efektivitou, s jakou dokážou z organických sloučenin získávat minerální živiny a tím pádem také intenzitou, s jakou těmito živinami zásobují hostitelské rostliny, což má za následek rozdílnou míru produktivity hostitelských rostlin, v závislosti na tom, s jakými druhy mykobiontů asociují (Anthony et al. 2022). Druhy EcM hub s lepšími absorpčními schopnostmi tak mohou umožnit hostitelským rostlinám růst na místech, na kterých by jinak nepřižily kvůli nedostatečné schopnosti získat si z půdy limitující živiny. Obdobně se druhy EcM hub vzájemně liší také v požadavcích na uhlíkaté látky, které jim hostitelské rostliny poskytují. Ektomykorhizní mycelium, v ekosystémech dominovaných EcM rostlinami, tvoří více než třetinu celkové biomasy půdních mikroorganismů a představuje hlavní místo ukládání uhlíku získaného z asimilátů hostitelských

rostlin (Smith & Read 2008). Ektomykorhizní houby pak ovlivňují v ekosystému další půdní procesy prostřednictvím zpřístupnění uhlíkatých látek volně žijícím organismům a ve výsledku ukládání uhlíku v půdním horizontu (Soudzilovskaia et al. 2015).

Jelikož se jednotlivé druhy EcM hub vzájemně liší ve své enzymatické výbavě (Buée et al. 2007; Plassard et al. 2011), vyšší diverzita EcM hub poskytuje společenstvům EcM hub větší škálu enzymů, což ovlivňuje dostupnost živin pro hostitelské rostliny. Důležitým předpokladem pro pochopení fungování ektomykorhizy v ekosystému je proto znalost alfa diverzity přítomných EcM hub, která je definována jako počet lokálně pozorovaných druhů (Pärtel et al. 2011; Whittaker 1972). Mezi další měřítka diverzity organismů patří gamma diverzita (počet druhů pozorovaných v regionu) a beta diverzita (poměr mezi gamma a alfa diverzitou), která představuje prostorový obrat druhů a může tak být využita k porovnávání složení společenstev na různých místech (Pärtel et al. 2011; Tuomisto 2010; Whittaker 1972). Vysokou beta diverzitu vykazují společenstva s lokálně unikátním složením druhů, které mohou být ohroženy extinkcí v důsledku omezení jejich areálu rozšíření na malé oblasti (Socolar et al. 2016) .

1.1. Cíle práce

Hlavním cílem této práce je studium druhové bohatosti EcM hub a faktorů, které ji ovlivňují na velkých prostorových škálách. Z těchto faktorů je v práci kladen důraz zejména na vliv diverzity a hustoty hostitelských rostlin na druhovou bohatost EcM hub v různých ekosystémech v závislosti na míře hostitelských preferencí přítomných EcM hub. Z toho důvodu se část práce věnuje také rozšíření hostitelských rostlin. V práci je dále uvedena hypotéza Baase Beckinga, která se zabývá rozšířením mikroorganismů na Zemi. Práce se v neposlední řadě na základě představené biogeografické historie EcM hub a rostlin zaměřuje na otázku, zda rozšíření jednotlivých druhů EcM hub této hypotéze odpovídá.

2. Fylogeneze ektomykorhizních hub

Studium diverzity jakékoliv skupiny organismů je vždy spojeno se schopností odlišení jednotlivých biologických druhů a pochopením evoluce zkoumané skupiny druhů. Biologické druhy představují základní jednotku používanou při studiu biogeografie a diverzity organismů (Sites & Marshall 2004). Většina hub žije kryptickým způsobem života v půdě, ukryta před lidským zrakem, a rozlišování jednotlivých druhů hub je tak často odkázáno na využití molekulárních metod (Põlme et al. 2020). Rozlišování druhů EcM hub však usnadňuje skutečnost, že většina EcM hub patří do oddělení Basidiomycota a Ascomycota (Tedersoo et al. 2010a), z nichž podstatná část tvoří pozorovatelné plodnice (Li et al. 2018). Díky tvorbě plodnic byly jednotlivé druhy této skupiny hub již dlouhou dobu studovány na základě morfologických znaků (Cao et al. 2021). Mezi hlavní morfologické znaky využívané pro rozlišování druhů EcM hub patří tvar a barva plodnic, a dále typy a způsoby uspořádání houbových hyf pozorovatelných pod mikroskopem (Horton & Bruns 2001). Během evoluce hub však velká část druhů vzniká tzv. kryptickou speciací, při níž nově vzniklé druhy disponují reprodukčními bariérami, ale na základě morfologických znaků nejsou vzájemně odlišitelné (Hawksworth & Lücking 2017). Takové druhy mohou být rozpoznány pomocí molekulárních metod. Nejpoužívanější molekulární přístup pro rozlišení druhů EcM hub spočívá v analýze dvou nekódujících jaderných oblastí (ITS1 a ITS2) nacházejících se mezi geny pro velkou a malou ribozomální podjednotku. Tyto oblasti mohou nabývat značné mezidruhové variability, což je využitelné právě k identifikaci jednotlivých druhů (Horton & Bruns 2001; Schoch et al. 2012). Spojení morfologických a molekulárních metod umožňuje spolehlivé rozpoznání druhů EcM hub (Horton & Bruns 2001). Dohromady bylo již popsáno několik tisíc druhů EcM hub a další popsané stále přibývají. Vzhledem ke kryptické povaze hub a k velkému množství neprobádaných oblastí je obtížné odhadnout celkový počet existujících druhů EcM hub, podle nejvyšších odhadů však může jejich celkový počet přesahovat hodnotu 20000 (Rinaldi et al. 2008).

2.1. Vznik ektomykorhizy a fylogenetických linií ektomykorhizních hub

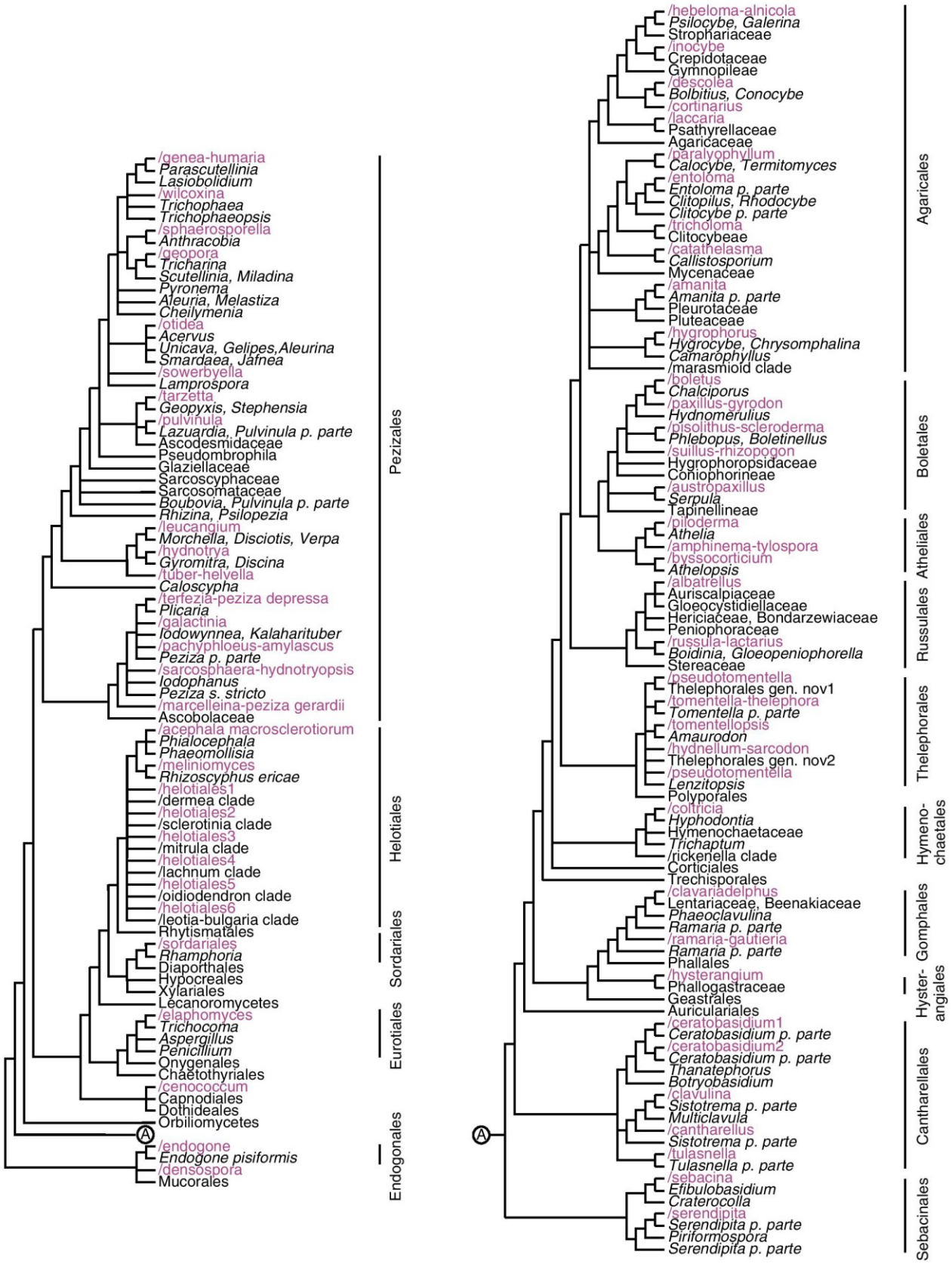
Ektomykorhizní houby jsou polyfyletickou skupinou, jejíž členové spadají do následujících oddělení: Basidiomycota, Ascomycota a Mucoromycota - pododdělení Mucoromycotina (Tedersoo et al. 2010a). Ektomykorhiza se u hub vyvinula opakovaně z nemykorhizních, převážně saprotrofních předků. Celkem se schopnost tvořit EcM symbiózu u hub vyvinula u 82-86 monofyletických fylogenetických linií zahrnujících dohromady 279-

284 EcM rodů (Tedersoo & Smith 2017). Fylogenetické umístění EcM linií hub znázorňuje Obrázek 1 na konci této kapitoly. Každá linie reprezentuje nezávislý vznik ektomykorhizy a jednotlivé linie se mezi sebou vzájemně liší dobou vzniku (Tedersoo et al. 2010a). Během evoluce hub byl mnohonásobný nezávislý vznik ektomykorhizy poháněn přechodem původně saprotrofních hub k nové vyživovací strategii - biotrofii, který zapříčinila konvergentní ztráta houbových enzymů zodpovědných za rozklad ligninu a celulózy (Kohler et al. 2015). Mnohonásobný vznik ektomykorhizy u hub mohl být katalyzován také díky významným benefitům ektomykorhizy pro oba symbionty: zpřístupněním uhlíku mykobiontům, výživou fotobiontů a jejich ochranou proti patogenům a stresu (Smith & Read 2008). Nejstarší zachovalá fosílie EcM kořene pochází z doby před 50 miliony let a náleží rostlině z čeledi Pinaceae (Lepage et al. 1997). Měkké tkáně hub však špatně fosilizují a první fylogenetické linie EcM hub pravděpodobně vznikaly již během křídy a následně během paleogénu (Ryberg & Brandon Matheny 2012).

2.2. Vztah ektomykorhizních hub k rostlinné čeledi Pinaceae a jejich přechod ke krytosemenným rostlinám

Ektomykorhiza vznikla u hub ve třídě Agaricomycetes opakovaně (až osmkrát) v asociaci s basálními větvemi rostlinné čeledi Pinaceae. Poslední společný předek třídy Agaricomycetes musel být nemykorhizní, jelikož existoval v době, kdy ještě nežili žádní potenciální ektomykorhizní hostitelé (Hibbett & Matheny 2009). Je ale možné i to, že u rostlin ektomykorhiza vznikla již u společného předka čeledi Pinaceae a rodu *Gnetum*, jelikož *Gnetum* též tvoří ektomykorhizu (Strullu-Derrien et al. 2018).

Po vzniku krytosemenných rostlin se ektomykorhiza vytvořila v odvozenějších větvích Agaricomycetes (především v řádech Boletales, Agaricales a Russulales) minimálně osmkrát v asociaci s rosidy (Hibbett & Matheny 2009). U krytosemenných rostlin došlo k tvorbě ektomykorhizy nezávisle minimálně sedmnáctkrát (Koele et al. 2012) včetně několika přechodů od původnější arbuskulární mykorhizy k ektomykorhize (Wang & Qiu 2006). Diversifikace a vznik nových EcM linií během kenozoika byla poháněna zaplňováním nových ekologických nik uvolněných přechodem původně saprotrofních hub k nové vyživovací strategii, a také probíhajícím globálním ochlazováním a změnou klimatu (Ryberg & Brandon Matheny 2012; Zachos 2001).



Obrázek 1: Fylogenetický strom znázorňující umístění EcM linií hub (vyznačeny fialově), převzato a upraveno dle Tedersoo et al. 2010a.

3. Rozšíření hostitelských rostlin

Jelikož EcM houby patří mezi obligátní[1] symbionty (Smith & Read 2008), je jejich rozšíření silně ovlivněno současným i historickým rozšířením hostitelských rostlin. První část této kapitoly se proto věnuje vzniku fylogenetických linií EcM rostlin a jejich biogeografické historii, zatímco druhá část se pak zaměřuje na jejich současné rozšíření a diverzitu.

3.1. Biogeografická historie ektomykorhizních rostlin

Schopnost tvořit EcM symbiózu se u rostlin, podobně jako u hub, vyvinula mnohonásobně a nezávisle (Hibbett & Matheny 2009; Koele et al. 2012). Celkem vznikla ektomykorhiza až ve 30 fylogenetických liniích rostlin zahrnujících více než 6000 druhů (Tedersoo & Brundrett 2017). U mnoha fylogenetických linií rostlin se EcM symbióza vyvinula jejich přechodem od původnější arbuskulární mykorhizy (Wang & Qiu 2006). Fylogenetické linie rostlin tvořící EcM symbiózu najdeme v mnoha rostlinných řádech (Obrázek 2).

Různé EcM linie rostlin se mezi sebou vzájemně liší oblastí a dobou vzniku. Pinaceae, které podle fosilních záznamů vznikly v jižní Číně na přelomu triasu a jury, přibližně před 200 mil. lety (Lu et al. 2014; Wang & Ran 2014), představují nejstarší skupinu rostlin, u které se vyvinula schopnost tvořit EcM symbiózu (Ryberg & Brandon Matheny 2012; Wang & Qiu 2006). Předci rodu *Pinus* migrovali z Asie přes Beringův zemský most do Severní Ameriky, kde následně proběhla diversifikace, a nově vzniklé rody, jako např. *Picea*, poté migrovaly zpět do Eurasie (Wang & Ran 2014). Beringův zemský most sloužil jako významný koridor pro migraci nahosemenných rostlin mezi Eurasií a Severní Amerikou, což vysvětluje jejich současné disjunktní rozšíření v těchto oblastech (Wang & Ran 2014). Do období střední jury se datuje vznik korunových skupin současných krytosemenných rostlin, u nichž posléze došlo k výrazné diversifikaci během střední křídy (Wikström et al. 2001). Při této diversifikaci vznikl přibližně před 60 mil. lety významný řád EcM rostlin, Fagales (Larson-Johnson 2016; Wikström et al. 2001). Podle fosilních záznamů ze svrchní křídy se řád Fagales vyskytoval ve středních latitudách severní polokoule (Friis et al. 2006).

V období křídy se velká část zemské souše stále nacházela na tehdejším rozpadajícím se superkontinentu Gondwana, po jejímž rozpadu se vytvořila Jižní Amerika, Afrika, Antarktida, Austrálie a Indie (Veevers 2004). Na tomto superkontinentu vznikly některé

[1] Obligátní symbionti jsou na svých partnerech životně závislí (Byler et al. 2013).

významné EcM linie rostlin, jako např. čeledi Dipterocarpaceae a Cistaceae (Dutta et al. 2011; Guzmán & Vargas 2009; Moyersoen 2006). Čeledi Nothofagaceae a Casuarinaceae patřící do řádu Fagales tehdy vznikly v oblasti současného Antarktického poloostrova (Poole 2002). V oblasti dnešní Austrálie vznikly čeledi Myrtaceae (Ladiges et al. 2003) a Goodeniaceae (Jabaily et al. 2014). Po rozpadu Gondwany vznikly v Africe rody *Berlinia* a *Afzelia* (de la Estrella et al. 2017) a tribus Gnephalieae (Bergh & Peter Linder 2009), zatímco v Austrálii se vyvinul tribus Mirbelieae (Toon et al. 2014) a rod *Acacia* (Miller et al. 2013).

Významné centrum vzniku EcM linií rostlin se nacházelo v oblasti současné Číny. Kromě čeledi Pinaceae zde vznikl rod *Tilia* (Song et al. 2004) a v tundrách Tibetské náhorní plošiny diverzifikovaly některé EcM byliny, jako např. druh *Persicaria vivipara* (Marr et al. 2013) a rod *Kobresia* (Ning et al. 2023).

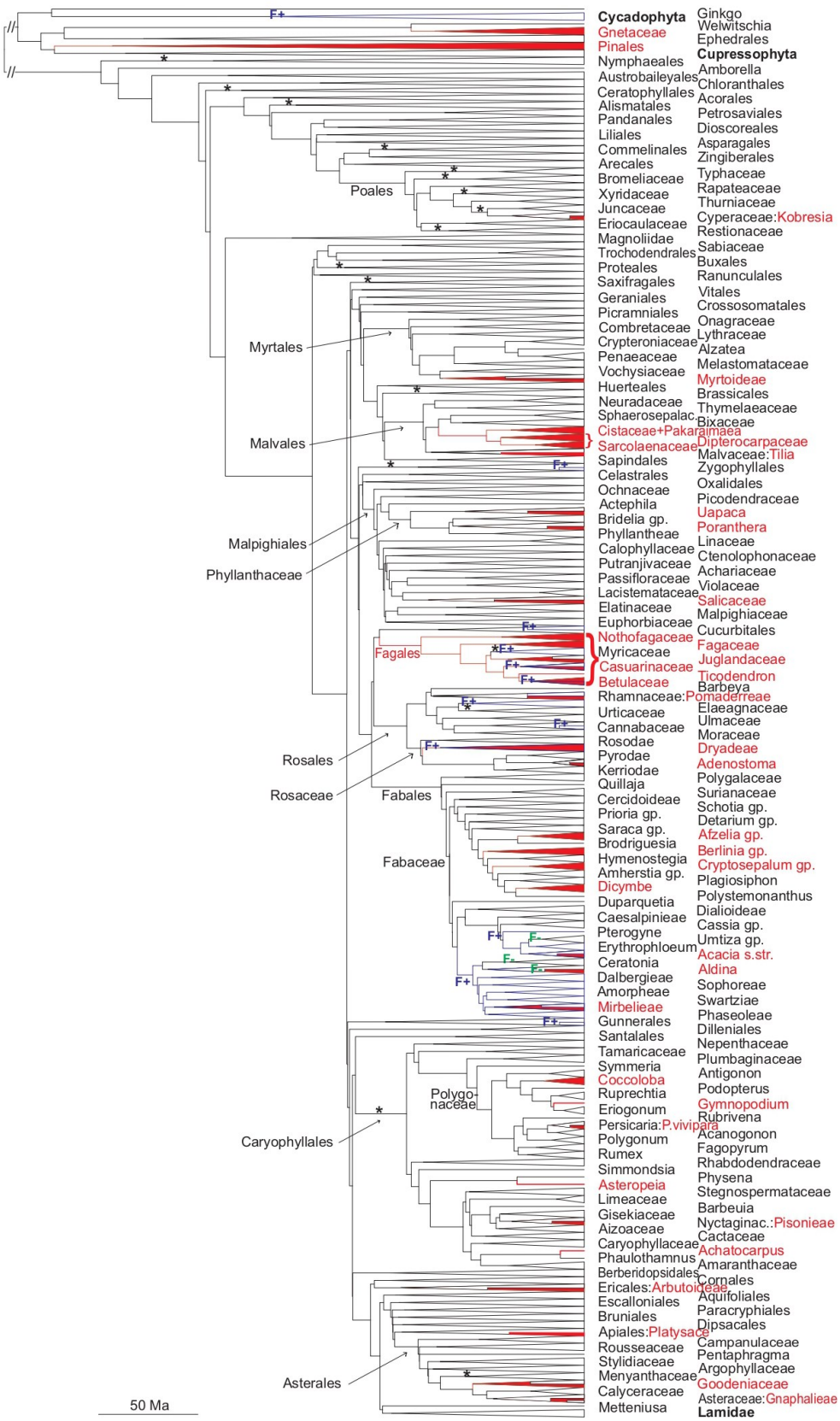
3.2. Současné rozšíření ektomykorhizních rostlin

Současné rozšíření EcM rostlin je výsledkem miliony let trvajících historických událostí, které zahrnovaly výše popsané jevy, jako je migrace rostlin a kontinentální vikariance. Výsledkem je velmi různorodá biogeografie jednotlivých linií EcM rostlin. Na jednu stranu, řada linií je endemicky rozšířená pouze v rámci omezené biogeografické oblasti, jako např. rod *Platysace* vyskytující se v Austráli, *Adenostoma* v Kalifornii, *Aldina* v Amazonii, *Pakaraimaea* ve Venezuele a čeledi Asteropeiaceae a Sarcolaenaceae rozšířené na Madagaskaru. Naproti tomu jiné linie, jako řád Fagales a čeleď Salicaceae, mají téměř kosmopolitní rozšíření (Tedersoo 2017). Nejvyšší fylogenetické diverzity EcM rostlin dosahují pobřežní oblasti Austrálie, Nová Guinea a horské oblasti Evropy a Mexika (Tedersoo 2017). Fylogenetická diverzita EcM rostlin (bez započítání nepůvodních druhů) je znázorněna na Obrázku 3. Pobřežní oblasti Austrálie dosahují také nejvyšší míry endemismu a druhové bohatosti EcM rostlin, jelikož se zde vyskytují druhově velmi bohaté linie, jako rod *Acacia* a skupiny Myrtoideae a Gnaphalieae (Tedersoo 2017).

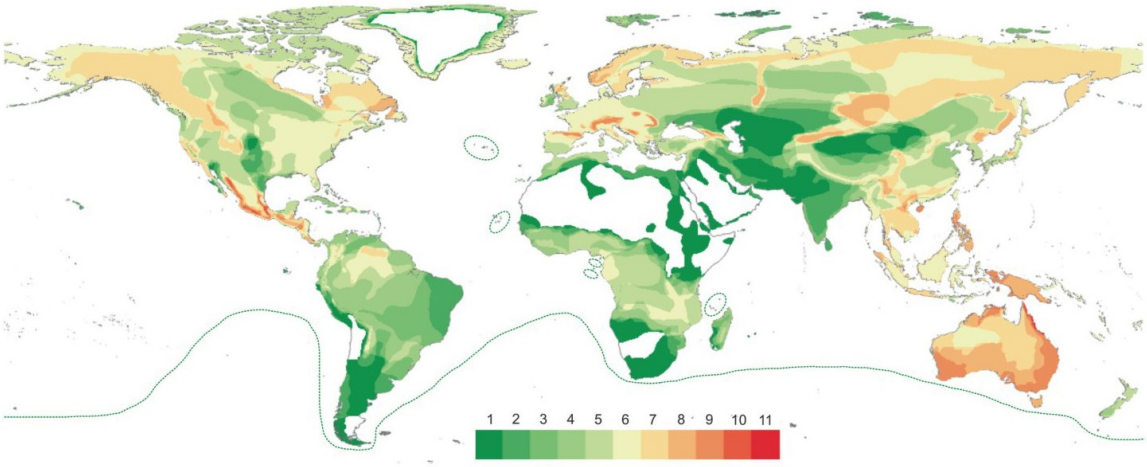
Severní Amerika, Evropa a Asie spolu sdílejí téměř všechny EcM linie rostlin (Tedersoo 2017), což je výsledkem jejich historické migrace přes Beringův a Severoatlantský zemský most, které v různých geologických obdobích propojovaly Severní Ameriku s Eurasií (Donoghue & Smith 2004; Friis et al. 2006; Wang & Ran 2014). Ve všech třech zmíněných světadílech se vyskytují temperátní a boreální lesy, tvořené zejména rostlinami z řádu Fagales, resp. Pinales (Tedersoo et al. 2012; Tedersoo & Nara 2010) a dále arktická tundra dominovaná především rostlinami ze skupin Salicaceae, Betulaceae, Dryadeae, rodem *Kobresia* a druhem *Persicaria vivipara*. Tyto linie jsou kromě arktické tundry typické také pro alpínské

vysokohoří (Botnen et al. 2014; Gardes & Dahlberg 1996). Disjunktní rozšíření v holarktické oblasti vykazuje též rod *Tilia* (Manchester 1994). Na jižní polokouli jsou v důsledku historického rozpadu Gondwany v současnosti disjunktně rozšířeny čeledi Nothofagaceae a Casuarinaceae (Hill 2004).

Pevninské spojení Severní a Jižní Ameriky Panamskou šíjí umožňuje některým liniím EcM rostlin přesahovat z tropických oblastí Jižní Ameriky až do Mexika, což přispívá k unikátnímu složení společenstev a vysoké fylogenetické diverzitě EcM rostlin ve Střední Americe. Díky tomu se v Mexiku vyskytují např. rody *Achatocarpus*, *Coccoloba* a tribus Pisonieae (Tedersoo 2017). Podobný rozsah rozšíření mezi tropickými a subtropickými regiony lze pozorovat u čeledi Dipterocarpaceae rozšířené v celé indomalajské oblasti (Cvetković et al. 2019). Rozšíření této čeledi na indonéských ostrovech umožnily historické pevninské spoje mezi Austrálií a indomalajskou oblastí, díky kterým se též na indonéské ostrovy rozšířila z Austrálie podčeleď Myrtoideae, jejíž současné rozšíření dosahuje až do jihovýchodní Asie (Thornhill et al. 2015). Migrace rostlin přes tyto historické pevninské spoje měla pravděpodobně významný vliv na současnou vysokou fylogenetickou diverzitu EcM rostlin v Nové Guineji. Tropické oblasti Afriky naproti tomu s Evropou nesdílejí žádné linie EcM rostlin, čeleď Cistaceae se však vyskytuje v mediteránních oblastech severní Afriky a ve velké části Evropy (Guzmán & Vargas 2009; Tedersoo 2017).



Obrázek 2: Fylogenetický strom semenných rostlin znázorňující umístění EcM linií rostlin (vyznačeny červeně). Hvězdičky vyznačují ztrátu mykorhizy. Evoluce EcM symbiózy v asociaci s bakteriemi fixujícími dusík je vyznačena modře; F+ a F- (zeleně) označují evoluci, resp. ztrátu N fixace. Převzato a upraveno dle Tedersoo & Brundrett 2017.



Obrázek 3: Mapa vyznačující diverzitu fylogenetických linií EcM rostlin (bez započítání nepůvodních druhů). Počet přítomných linií v oblasti (1-11) je označen příslušnou barvou. V oblastech vyznačených bíle se nevyskytují žádné linie EcM rostlin. Ostrovy, na kterých se nevyskytují žádné linie EcM rostlin, jsou ohraničeny zelenými liniemi, převzato a upraveno dle Tedersoo 2017.

4. Rozšíření ektomykorhizních hub na velkých prostorových škálách

Rozšíření biologických druhů ovlivňuje řada evolučních procesů, mezi něž patří zejména speciace a s ní spojená oblast vzniku druhů, dále disperzní schopnosti jednotlivých druhů, extinkce, schopnost druhů adaptovat se podmínkám prostředí, či jejich schopnost vyrovnat se v kompetici ostatním organismům (Mittelbach et al. 2007; Ricklefs 2004; Rosindell et al. 2011; Wiens & Donoghue 2004). Většina biogeografických studií se však zaměřuje na rozšíření makroorganismů, od nichž se méně prozkoumané mikroorganismy značně liší např. větším počtem jedinců v populacích, vyššími disperzními schopnostmi a nižší rychlostí speciace (Finlay 2002; Martiny et al. 2006). Rozšíření jednotlivých druhů EcM hub tak může oproti makroorganismům vykazovat rozdílné vzorce a může být ovlivněno jinými faktory, o jejichž shrnutí se pokouším v následujících podkapitolách.

4.1. Hypotéza Baase Beckinga

Baas Becking v roce 1934 formuloval hypotézu týkající se distribuce mikroorganismů na Zemi (Baas Becking 1934). Tvrdil, že „všechno je všude, ale prostředí selektuje“. Podle této hypotézy jsou všechny mikroorganismy rozšířeny kosmopolitně díky svým vysokým disperzním schopnostem a vzdušnému transportu spor na velké vzdálenosti, ale limitující faktory prostředí, jako je např. nevhodné klima či chemismus půdy, mohou bránit úspěšné kolonizaci (Baas Becking 1934, podle De Wit & Bouvier 2006). Výzkum v posledních dekádách však ukazuje, že kromě environmentálních faktorů prostředí stojí za rozšířením EcM hub především jejich biogeografická historie (Burns et al. 2015; Sato et al. 2012). Rozšíření jednotlivých druhů EcM hub v důsledku jejich biogeografické historie neodpovídá hypotéze Baase Beckinga.

4.1.1. Vliv biogeografické historie na rozšíření ektomykorhizních hub

Ektomykorhizní houby se svými hostitelskými partnery podléhají společné koevoluci a jejich současná distribuce na Zemi je silně ovlivněna jejich oblastí původu, dispersními schopnostmi a dalšími historickými událostmi, jako například kontinentální vikariancí, jinými slovy biogeografickou historií (Hackel et al. 2022; Peay et al. 2016). Naprostá většina rostlin, které tvoří ektomykorhizu, není schopna samostatné existence bez přítomnosti mykobiontů. Obdobně není znám případ čistě fakultativně ektomykorhizního druhu hub, který by byl v přirozených podmínkách bez přítomnosti hostitelské rostliny schopen tvořit plodnice a tím dokončit svůj životní cyklus (Molina et al. 1992). Z toho vyplývá, že EcM rostliny a houby prodělaly společnou biogeografickou historii. Ektomykorhizní houby běžně migrují společně

se svými hostitelskými rostlinami a jejich rozšíření je tak ovlivněno biogeografickou historií EcM rostlin (Chapela & Garbelotto 2004; Garnica et al. 2011). O biogeografické historii hostitelských rostlin bylo již pojednáno v Kapitole 2, následující podkapitola se proto zaměřuje na disperzní limitace EcM hub.

4.1.2. Disperzní limitace ektomykorhizních hub

Rozšíření biologických druhů značně ovlivňuje jejich schopnost se šířit (Rosindell et al. 2011; Wiens & Donoghue 2004). Některé skupiny makroorganismů, jako např. velcí savci, se šíří aktivní disperzí, zatímco výtrusné rostliny a řada semenných rostlin se šíří pasivně pomocí vzdušného transportu propagulí (Martiny et al. 2006). Od většiny makroorganismů se však houby liší mimo jiné produkcí obrovského množství spor. I přestože houby produkují velké množství spor, většina z nich dopadne na zem v bezprostřední blízkosti plodnice a jen naprosté minimum se dostane vzdušným transportem do vzdálenosti několika kilometrů od zdroje. Při menším množství spor ve větší vzdálenosti od zdroje se snižuje pravděpodobnost úspěšné kolonizace kompatibilní hostitelské rostliny, což negativně ovlivňuje schopnost EcM hub uchytit se v novém prostředí (Peay et al. 2012). Disperzní schopnosti se také liší mezi jednotlivými druhy EcM hub. Spory hub tvořících nadzemní plodnice jsou z bazidií nebo vřecek obvykle aktivně vystřelovány a poté rozšiřovány vzdušným transportem, zatímco spory druhů hub, které vytvářejí podzemní plodnice se z plodnic většinou uvolňují pasivně a rozšiřovány jsou zejména díky živočichům, kteří tyto plodnice konzumují (Horton 2017). Rozšíření jednotlivých druhů EcM hub tedy významně ovlivňují jejich disperzní limitace (Peay et al. 2012).

Schopnost úspěšného uchycení některých skupin EcM hub v novém prostředí ovlivňuje i jejich specifický životní cyklus. Většina EcM hub z oddělení Basidiomycota tvoří ektomykorhizu v dikaryotické fázi svého životního cyklu, během níž každá hyfa houby obsahuje dvě haploidní jádra. Dikaryotické mycelium vzniká plasmogamií[2] haploidních hyf kompatibilních párovacích typů (Wallen & Perlin 2018). Právě dikaryofáze limituje úspěšné založení mycelia stopkovýtrusných hub, jelikož pravděpodobnost, že se potkají kompatibilní hyfy vyklíčené ze spor transportovaných vzduchem na delší vzdálenosti, je nízká. Některé stopkovýtrusné houby (např. rody *Hydnangium*, *Laccaria* a *Suillus*) však dokážou

[2] Plasmogamie představuje zásadní proces sexuálních životních cyklů organismů, při němž dochází ke splynutí protoplastu dvou buněk. U většiny organismů po plasmogamii téměř okamžitě následuje karyogamie (splynutí jader), u hub z podříše Dikarya však tyto dva procesy mohou být časově značně odděleny (Volk 2013).

procesem označovaným jako sekundární homothalismus vytvářet dvoujaderné spory, ze kterých poté vyklíčí dikaryotické mycelium, schopné vytvářet funkční EcM, což může těmto houbám umožnit kolonizaci míst ve větší vzdálenosti od zdroje spor (Horton 2006). Naproti tomu EcM houby z oddělení Ascomycota běžně infikují kořeny svých hostitelských rostlin během homokaryotické fáze svého životního cyklu, ve které každá hyfa obsahuje jedno haploidní jádro (Paolocci et al. 2006). Jedinec schopný vytvořit ektomykorhizu tak může u vřeckovýtrusných hub vzniknout z jediné spory. Na základě odlišných životních cyklů lze u druhů EcM hub z oddělení Ascomycota očekávat širší biogeografické rozšíření než u druhů z oddělení Basidiomycota, jejichž rozšíření může být naopak omezeno na menší oblasti.

Kromě větru mohou být spory rozšiřovány také pomocí mykofagie. Jelikož velcí savci jako jelen nebo prase divoké konzumují plodnice hub, jejich trus pak obsahuje velké množství spor a zvířata je při svém pohybu mohou zanést na nekolonizovaná místa. Tento způsob disperze je důležitý zejména pro houby, které tvoří plodnice pod zemí a jejich spory nemohou být rozšiřovány větrem (např. rody *Rhizopogon* a *Melanogaster*). Ze spor EcM hub ze zvířecího trusu může vzniknout mycelium potenciálních mykobiontů, kteří mohou kolonizovat kořeny sazeniček a umožnit rostlinám se uchytit a přežít, pokud se semena rostlin dostanou na nová místa, což dokáže také zprostředkovat invazi rostlin. (Ashkannejhad & Horton 2006; Nuñez et al. 2013). Spory šířené pomocí mykofagie musí vykazovat vyšší rezistenci, aby přežily průchod trávicí soustavou živočichů. Rezistence také umožňuje sporám přetrvat delší dobu v půdě v dormantním stavu (Horton 2017). Spory většiny druhů EcM hub si zachovávají klíčivost pouze po dobu několika měsíců, ale rody *Rhizopogon* a *Suillus* vytvářejí rezistentní spory schopné vyklíčit i po několika letech (Bruns et al. 2009; Horton 2006). Jelikož mykofagie může zprostředkovat šíření spor EcM hub pouze do vzdálenosti několika kilometrů (Horton 2017), nemá tento způsob disperze vliv na rozšíření EcM hub na velkých prostorových škálách. Tvorba podzemních plodnic a šíření spor pomocí mykofagie však představují další disperzní limitaci EcM hub odporující hypotéze Baase Beckinga.

4.2. Vliv fylogenetické diverzity a hustoty hostitelských rostlin na druhovou bohatost ektomykorhizních hub

Většina druhů EcM hub patří mezi generalisty, kteří mohou tvořit mykorhizní asociace se širokým spektrem hostitelských rostlin. Naproti tomu ale existuje nepočetná skupina druhů EcM hub, které vykazují hostitelské preference, nebo specificitu ke konkrétním taxonům hostitelských rostlin (Ishida et al. 2007; Smith et al. 2009). Mezi EcM houby, u nichž je potvrzena hostitelská specificita, patří např. druhy z rodů *Rhizopogon* a *Suillus*, které tvoří

ektomykorhizu s konkrétními druhy rostlin z čeledi Pinaceae (Bruns et al. 2002). Rozdílné taxony hostitelských rostlin tudíž mohou asociovat s rozdílnými druhy a fylogenetickými liniemi EcM hub. Hostitelské preference EcM hub jsou více pozorovatelné na úrovni rodů a vyšších taxonomických jednotek hostitelských rostlin, spíše než na úrovni druhů (Gao et al. 2013).

Druhová bohatost EcM hub kvůli hostitelským preferencím pozitivně koreluje s fylogenetickou diverzitou hostitelských rostlin, jelikož větší fylogenetická diverzita kořenů EcM rostlin poskytuje EcM houbám více dostupných nik (Gao et al. 2013). Vliv identity hostitelských rostlin na složení společenstev EcM hub klesá s rostoucím množstvím průměrných ročních srážek. Jednotlivé druhy organismů si totiž v oblastech s vysokým množstvím srážek vzhledem k vysoké dostupnosti zdrojů silně rozdělují ekologickou niku, což snižuje jejich vzájemnou kompetici a tím i hostitelské preference (Põlme et al. 2018). Zatímco v tropických lesích často dominuje jedna linie hostitelských rostlin, v temperátních ekosystémech se většinou vyskytuje více kodominantních linií (Tedersoo & Nara 2010). Tropické lesy tak obvykle dosahují nižších hodnot fylogenetické diverzity EcM rostlin ve srovnání s temperátními ekosystémy, čemuž odpovídá i druhová bohatost EcM hub, která je vyšší v temperátních oblastech (Tedersoo et al. 2014).

Jelikož jsou EcM houby závislé na příjmu uhlíkatých sloučenin od hostitelských rostlin (Smith & Read 2008), abundance EcM rostlin a hustota jejich kořenů může významně ovlivňovat druhovou bohatost EcM hub na velkých prostorových škálách. Vyšší početnost EcM rostlin vede k vyššímu toku uhlíkatých látek do symbiotických mykorhizních hub v rámci ekosystému, což následně pozitivně ovlivňuje biomasu půdního mycelia EcM hub. Při vyšším počtu jednotlivců v populacích (v rámci hub reprezentovaném biomasou jejich mycelií) se může zvyšovat pravděpodobnost, že populace nevymřou, což zvětšuje množství populací různých druhů ve společenstvu a tím i jeho druhovou bohatost (Storch et al. 2018). V tropických lesích většinou tvoří EcM vegetace monodominantní ostrůvky v druhově bohatém porostu rostlin, které nejsou ektomykorhizní (McGuire 2007). Naproti tomu v temperátních oblastech často tvoří EcM rostliny souvislý hustý porost pokrývající velkou plochu (Tedersoo & Nara 2010).

Následující podkapitoly shrnují poznatky o fylogenetické diverzitě a hustotě hostitelských rostlin v různých ekosystémech. Ekosystémy jsou v těchto podkapitolách rozlišeny a seřazeny jako jednotlivé biomy, které se obvykle skládají z charakteristického typu vegetace. V jednotlivých biomech je dále představena diverzita přítomných EcM hub a míra jejich hostitelských preferencí.

4.2.1. Tropické deštné lesy

Na rozdíl od lesů temperátních a boreálních, dominují v tropických deštných lesích především dřeviny tvořící arbuskulární mykorhizu, popřípadě rostliny nemykorhizní (Soudzilovskaia et al. 2019; Steidinger et al. 2019). Ač méně zastoupeny, v tropických deštných lesích najdeme řadu unikátních rostlinných skupin, které ve svých kořenech hostí EcM symbionty. Tropické deštné lesy se vyskytují v rovníkových oblastech Jižní Ameriky, Afriky a jihovýchodní Asie (Trimble & van Aarde 2012).

Zatímco krytosemenné rostliny představují hlavní složku tropických deštných lesů celého světa, rostliny nahosemenné se v nich vyskytují zcela ojediněle (Enright et al. 2022). Nížinným tropickým deštným lesům na Borneu např. z EcM rostlin dominuje čeleď Dipterocarpaceae, která na Borneu tvoří souvislý EcM porost (Peay et al. 2010). Neotropické deštné lesy v Guyaně jsou tvořeny rody *Dicymbe* a *Aldina* (Smith et al., 2011), zatímco ve Venezuele dominuje endemický druh *Pakaraimaea dipterocarpacea* (Smith et al. 2013). V afrotropických deštných lesích v Guineji tvoří EcM porost druhy ze skupiny Amherstieae a rod *Uapaca* (Diédhiou et al. 2010). Ve všech zmíněných oblastech tvoří tyto EcM rostliny husté porosty smíšené z malého počtu druhů. Naopak v neotropických deštných lesích Ekvádoru z EcM rostlin dominují rody *Coccoloba*, *Guapira* a *Neea* tvořící roztroušené ostrůvky EcM vegetace (Tedersoo et al. 2010b). Tropické deštné lesy v Nové Kaledonii dosahují velmi vysoké druhové bohatosti rostlin, z nichž však jen hrstka dokáže tvořit EcM symbiózu. Mezi ně patří např. rody *Nothofagus* a *Arillastrum* (podčeleď Myrtoideae). Tyto rostliny mohou tvořit lesy monodominantní, nebo smíšené, přičemž monodominantní porosty rodu *Nothofagus* dosahují vyšší hustoty kořenů, než lesy smíšené i monodominantní tvořené druhem *Arillastrum* (Carriconde et al. 2019).

Druhové bohatosti EcM hub v tropických deštných lesích se věnovala řada studií. Ze zmíněných oblastí dosahují obzvláště vysoké druhové bohatosti EcM hub lesy v Nové Kaledonii, ve kterých bylo nalezeno 311 druhů, z nichž naprostá většina je v Nové Kaledonii endemická, a tamějším společenstvům výrazně dominuje linie /cortinarius (Carriconde et al. 2019). Vysoké druhové bohatosti EcM hub dosahují také lesy v Guyaně a na Borneu (Peay et al. 2010; Smith et al. 2011). Ve všech třech zmíněných neotropických deštných lesích (v Ekvádoru, Guyaně a Venezuele) patří mezi nejvíce druhově bohaté linie /clavulina, / russula-lactarius, /tomentella-thelephora a /boletus (Smith et al. 2011, 2013; Tedersoo et al. 2010b). Podobně složená společenstva EcM hub se nachází i na Borneu, kde nejvyšší druhové bohatosti dosahují řády Russulales, Boletales, Agaricales, Thelephorales a Cantharellales (Peay et al. 2010).

Ektomykorhizní houby vykazují vysoké hostitelské preference pouze v Nové Kaledonii (Carriconde et al. 2019) a v Ekvádoru (Tedersoo et al. 2010b). V Nové Kaledonii preferuje většina druhů EcM hub asociaci s druhem *Nothofagus aequilateralis*, jehož monodominantní porosty o vysoké hustotě v kombinaci s vysokými hostitelskými preferencemi EcM hub podporují tamější velmi vysokou druhovou bohatost EcM hub (Carriconde et al. 2019). V Ekvádoru mají vysoké hostitelské preference EcM hub na jejich druhovou bohatost opačný efekt v důsledku roztroušené distribuce hostitelských rostlin (Tedersoo et al. 2010).

4.2.2. Savany

Přestože většina EcM rostlin žije v ekosystémech limitovaných dostupností půdního dusíku, existuje skupina rostlin, které se tuto limitaci naučily obejít díky asociaci se symbiotickými bakteriemi schopnými fixovat dusík z atmosféry. Mezi tyto rostliny patří např. některé druhy z čeledi Fabaceae, z nichž část asociuje také s EcM houbami, které jim společně s dusík fixujícími bakteriemi usnadňují přežití v tak aridních a teplých ekosystémech, jako jsou savany (Steidinger et al. 2019; Tedersoo & Brundrett 2017; Zhao et al. 2021). Evoluce EcM symbiózy u rostlin v asociaci s bakteriemi fixujícími dusík je vyznačena na Obrázku 2. Savany se vyskytují v tropických a subtropických oblastech Afriky, Jižní Ameriky a Austrálie (Trimble & van Aarde 2012).

Podstatnou část rostlinné biomasy v savanách tvoří arbuskulárně mykorhizní trávy (Rodríguez-Echeverría et al. 2017). Velkou část rostlinné biomasy zde však tvoří také dřeviny, mezi něž patří i řada rostlin tvořících EcM symbiózu. V afrických savanách miombo se z EcM rostlin vyskytují převážně druhy z čeledí Gnetaceae, Fabaceae, Dipterocarpaceae a rod *Uapaca* (Tedersoo et al. 2011). Africké savany volně přecházejí v tropické lesy dominované rody *Berlinia* a *Uapaca* (Meidl et al. 2021). Unikátně složená společenstva EcM rostlin se v důsledku biogeografické historie vyskytují v australských savanách, v nichž dominují rostliny z čeledí Myrtaceae a Casuarinaceae společně s rodem *Acacia* (Nuske et al. 2019).

Druhová bohatost EcM hub v savanách je oproti většině ostatních ekosystémů o poznání méně probádaná a většina výzkumu se soustředí zejména na africké savany. V afrických savanách i přilehlých tropických lesích dosahují z EcM hub nejvyšší druhové bohatosti linie /russula-lactarius, /tomentella-thelephora a /boletus zahrnující převážně druhy s nízkými hostitelskými preferencemi (Tedersoo et al. 2011). V australských savanách z EcM hub dominují převážně druhy tvořící podzemní plodnice, zejména z čeledí Mesophelliaceae a Hysterangiaceae. Vysoké druhové bohatosti a abundance zde dosahuje také čeleď Cortinariaceae (Nuske et al. 2019).

4.2.3. Mediterán

Mediteránní oblasti představují jedno z hlavních center globální diverzity rostlin, z nichž podstatná část je v těchto oblastech endemická. Za unikátní diverzitou rostlin v mediteránních oblastech stojí jejich historická migrace z přilehlých temperátních a tropických ekosystémů. Rostliny z těchto oblastí v mediteránu následně diversifikovaly a reprodukční bariéry mezi nově vzniklými druhy přispěly k jejich vysoké míře endemismu (Skeels & Cardillo 2017; Valente & Vargas 2013). Tyto biogeograficky unikátní oblasti se nacházejí ve Středomoří, Kalifornii, Chile, jihozápadní Austrálii a v kapské oblasti Jihoafrické republiky (Trimble & van Aarde 2012).

Ač se v mediteránních oblastech hojně vyskytují zejména rostliny z čeledi Orchidaceae tvořící orchideoidní mykorhizu (Pellegrino et al. 2016), či nemykorhizní rostliny z čeledi Proteaceae, kterým příjem živin usnadňuje tvorba kořenových klastrů[3] (Neumann & Martinoia 2002), nalezneme v nich také řadu EcM rostlin. Pro mediteránní ekosystémy severní polokoule jsou z EcM rostlin typické zejména rody *Quercus* a *Pinus*, tvořící řídké, ale souvislé, často monodominantní porosty (Richard et al. 2004, 2005, 2011; Rincón et al. 2014; Smith et al. 2007). V mediteránních oblastech Austrálie se z EcM rostlin vyskytuje rod *Acacia* společně s rody *Eucalyptus* a *Corymbia* z čeledi Myrtaceae (Brundrett 2017). Naproti tomu nejsou známy žádné druhy EcM rostlin, které by byly původní v kapské oblasti (Hawley & Dames 2004).

Druhovou bohatostí EcM hub v mediteránních oblastech se zabývala řada studií, většina z nich se však orientuje na oblasti severní polokoule. Mediteránní oblasti obvykle dosahují vysoké druhové bohatosti EcM hub. Na Korsice a na jihu Francie bylo nalezeno 166, resp. 129 druhů EcM hub, z nichž většinu tvoří vzácné druhy s nízkou abundancí (Richard et al. 2004, 2005, 2011). V Kalifornii bylo nalezeno až 161 druhů EcM hub, z nichž 46 patří do oddělení Ascomycota. I přes vysokou druhovou bohatost vřeckovýtrusných hub dominují v Kalifornii na rostlinných kořenech houby stopkovýtrusné (Smith et al. 2007). Mediteránní oblasti severní polokoule a Austrálie se vzájemně podobají složením společenstev EcM hub. Téměř na všech místech dosahuje vysoké abundance komplex druhů *Cenococcum geophilum* a čeledi Thelephoraceae, Russulaceae a Cortinariaceae, které v těchto oblastech zároveň patří mezi druhově nejbohatší čeledi EcM hub (Richard et al. 2004, 2005, 2011; Rincón et al. 2014; Smith et al. 2007).

[3] Kořenové klastry se u vyvinuly u některých skupin rostlin jako adaptace na nízkou úživnost půdy. Rostliny s kořenovými klastry většinou netvoří mykorhizní asociace (Neumann & Martinoia 2002).

Hostitelské preference lze pozorovat u EcM hub na Korsice, kde se z EcM rostlin vyskytují rody *Quercus* a *Arbutus* (Richard et al. 2004, 2005). Pro mediteránní oblasti jsou typické pravidelné požáry (Rincón et al. 2014; Smith et al. 2007), které vysvětlují četný výskyt časně sukcesních vřeckovýtrusných hub (Cairney & Bastias 2007).

4.2.4. Temperátní lesy

V temperátních lesích jsou rostliny silně limitovány dostupností půdního dusíku. V porovnání s tropickými ekosystémy dominovanými arbuskulárně mykorhizními rostlinami se proto v temperátních lesích vyskytuje větší množství linií rostlin tvořících EcM symbiózu, která jim umožňuje se s touto limitací vypořádat (Steidinger et al. 2019). Temperátní lesy se vyskytují v Eurasii, Severní Americe a jihovýchodní Austrálii (Trimble & van Aarde 2012).

Na rozdíl od výše zmíněných biomů se vegetace temperátních lesů obvykle skládá z většího množství kodominantních, fylogeneticky vzdálených EcM linií rostlin (Tedersoo & Nara 2010). Eurasie a Severní Amerika spolu sdílí většinu EcM linií rostlin (Tedersoo 2017). Mezi nejvýznamnější EcM linie rostlin holarktické oblasti patří řád Fagales, čeledi Pinaceae a Salicaceae a rod *Tilia* (Gao et al. 2013; Ishida et al. 2007; Tedersoo et al. 2006). Přestože se většina temperátních lesů skládá z většího počtu EcM linií rostlin, vyskytují se v Evropě a Severní Americe také monodominantní temperátní lesy dominované rodem *Quercus* (Courty et al. 2008; Dickie et al. 2009; Suz et al. 2014; Valentine et al. 2004). Oproti temperátním oblastem severní polokoule se odlišně složená společenstva EcM rostlin vyskytují ve sklerofylních deštných lesích Tasmánie, v nichž dominuje rod *Nothofagus* společně s rostlinami ze skupin Myrtoideae a Pomaderreae (Tedersoo et al. 2008).

Druhová bohatost EcM hub je v temperátních lesích oproti řadě tropických ekosystémů dobře prozkoumaná. Obecně dosahují temperátní lesy vysokých hodnot druhové bohatost EcM hub. Obzvláště vysoká druhová bohatost EcM hub byla zjištěna ve smíšených lesích Japonska, v nichž bylo nalezeno dohromady 205 druhů, jejich celkový počet se však odhaduje na více než 300 druhů. Z EcM hub se zde nejčastěji vyskytuje *Cenococcum geophilum* a mezi druhově nejbohatší čeledi patří Russulaceae, Cortinariaceae, Thelephoraceae (Ishida et al. 2007). Tyto taxony jsou hojně zastoupeny téměř ve všech temperátních lesích severní i jižní polokoule a zahrnují mnoho druhů, které vykazují hostitelské preference či specificitu (Courty et al. 2008; Dickie et al. 2009; Gao et al. 2013; Suz et al. 2014; Tedersoo et al. 2006, 2008). Složením společenstev EcM hub i jejich druhovou bohatostí se tedy temperátní lesy podobají mediteránním ekosystémům. V temperátních lesích Tasmánie se však na rozdíl od oblastí severní polokoule vyskytuje také rod *Descolea* (Tedersoo et al. 2008).

4.2.5. Boreální lesy

V boreálních lesích pokrývají EcM rostliny většinu plochy a výrazně dominují nad rostlinami arbuskulárně mykorhizními (Steidinger et al. 2019). V boreálních lesích se vyskytují četná rašeliniště, která jsou charakteristická ukládáním velkého množství uhlíku do půdy, díky čemuž mají zásadní význam pro globální klima (Aučina et al. 2019). Tyto lesy, někdy nazývané též tajga, se vyskytují ve vyšších latitudách Eurasie a Severní Ameriky (Trimble & van Aarde 2012).

V boreálních lesích se vyskytuje mnoho nahosemenných rostlin. Ektomykorhizní vegetace je zde zastoupena zejména rostlinami z čeledi Pinaceae (Tedersoo et al. 2012; Tedersoo & Nara 2010), které tvoří souvislé, obvykle monodominantní porosty o vysoké hustotě stromů (Crowther et al. 2015). Příležitostně se v tajze vyskytují též rody *Betula* a *Alnus* z řádu Fagales (Jonsson et al. 1999; Miyamoto et al. 2022; Otsing et al. 2021).

Jelikož Pinaceae představují nejstarší čeleď EcM rostlin, druhová bohatost EcM hub je v tajze silně ovlivněna jejich dlouhou biogeografickou historií společnou s touto hostitelskou čeledí (Tedersoo et al. 2012). Díky tomu dosahují boreální lesy vysokých hodnot druhové bohatosti EcM hub (Tedersoo et al. 2012; Tedersoo & Nara 2010). Téměř ve všech boreálních ekosystémech se z EcM hub vyskytují rody *Cortinarius*, *Piloderma*, *Cenococcum*, *Russula*, *Suillus*, *Rhizopogon* a *Lactarius* (Jonsson et al. 1999; Miyamoto et al. 2021, 2022; Otsing et al. 2021; Wurzburger et al. 2004). Složení společenstev EcM hub je v rašeliništích podobné, jako v okolních lesích. Kvůli nižší hustotě kořenů EcM rostlin, vysokému obsahu půdní vody a nižší koncentraci živin však rašeliniště dosahují oproti okolním boreálním lesům nižší druhové bohatosti EcM hub (Aučina et al. 2019; Wurzburger et al. 2004).

V boreálních lesích se obvvykle vyskytuje velké množství druhů EcM hub vykazujících hostitelskou specificitu. Patří mezi ně rody *Suillus* a *Rhizopogon* tvořící asociace s rostlinami z čeledi Pinaceae, rod *Alnicola* specifický k rostlinnému rodu *Alnus* a také rod *Leccinum* asociující s opadavými stromy (Miyamoto et al. 2022).

Důležitou disturbanci ovlivňující složení společenstev EcM hub v tajze představují časté požáry, které podporují frekventovaný výskyt časně sukcesních druhů EcM hub. Například na požárem zasažených místech v boreálních lesích východní Sibiře dominují rody *Suillus*, *Amphinema* a *Wilcoxina*, zatímco na místech požárem nezasažených dominují zejména rody *Lactarius*, *Russula* a *Cortinarius* (Miyamoto et al. 2021). V boreálních lesích severního Švédska bylo zjištěno, že četné požáry i přes jejich vliv na složení společenstev EcM hub nijak výrazně neovlivňují celkovou druhovou bohatost EcM hub v ekosystému (Jonsson et al. 1999).

4.2.6. Tundra

Rostliny žijící v arktických oblastech jsou vystaveny tamějším drsným klimatickým podmínkám, které jim pomáhají překonat mykorhizní houby. V arktické tundře jsou rostliny limitovány nízkou dostupností vody a živin v půdě, nízkou teplotou a také krátkým vegetačním obdobím (Botnen et al. 2014). Arktická tundra se nachází v polárních oblastech Eurasie a Severní Ameriky (Trimble & van Aarde 2012).

V tundře nalezneme jak rostliny nemykorhizní, tak i rostliny tvořící arbuskulární, erikoidní a EcM symbiózu. V důsledku drsného klimatu je arktická flóra zastoupena zejména bylinami a dřevinami nízkého vzrůstu. Z EcM rostlin v tundře dominují především rostliny ze skupin Salicaceae, Betulaceae, Dryadeae, rod *Kobresia* a druh *Bistorta vivipara*. Tyto linie obvykle tvoří smíšené porosty, které jsou kromě arktické tundry typické také pro alpínské vysokohoří vykazující podobné klimatické podmínky (Botnen et al. 2014; Gardes & Dahlberg 1996).

Vzhledem k srovnatelným klimatickým podmínkám a složení společenstev EcM rostlin arktické a alpínské tundry dosahují EcM houby v obou těchto ekosystémech podobného složení společenstev. Mezi taxony EcM hub s nejvyšší druhovou bohatostí a nejvyšší frekvencí výskytu v tundře patří čeledi Thelephoraceae, Cortinariaceae a Inocybaceae (Bjorbækmo et al. 2010; Geml et al. 2012; Timling et al. 2012). Ektomykorhizní houby v tundře vykazují nízké hostitelské preference a specificitu. Asociace s generalistickými druhy EcM hub totiž rostlinám v prostředí s drsnými klimatickými podmínkami usnadňuje kolonizaci nových míst (Botnen et al. 2014; Timling et al. 2012). Přestože latituda v rámci arktické tundry ovlivňuje složení společenstev EcM hub, nemá výrazný vliv na jejich druhovou bohatost (Bjorbækmo et al. 2010; Timling et al. 2012).

4.3. Vliv klimatu na druhovou bohatost ektomykorhizních hub

Druhová bohatost většiny makroorganismů se výrazně liší v oblastech s odlišnými klimatickými podmínkami (Francis & Currie 2003; Hawkins et al. 2003; Willig et al. 2003). Klimatické proměnné, jako je teplota a množství srážek, totiž ovlivňují řadu evolučních procesů, které mají vliv na druhovou bohatost organismů. Mezi tyto evoluční procesy patří zejména speciace, extinkce či disperze jednotlivých biologických druhů (Ricklefs 2004; Wiens & Donoghue 2004). Některé oblasti s klimatickými podmínkami vhodnými pro dané skupiny organismů dosahují vysoké druhové bohatosti, jelikož se v nich jednotlivé skupiny organismů vyvíjely dlouhou dobu, což umožnilo akumulaci velkého množství druhů prostřednictvím speciace. Nevhodné klimatické podmínky mohou též bránit disperzi jednotlivých biologických

druhů do nových oblastí (Ricklefs 2004; Wiens & Donoghue 2004). Podstatná část makroorganismů dosahuje nejvyšších hodnot druhové bohatosti v rovníkových oblastech s vysokými průměrnými ročními srážkami a teplotou (Willig et al. 2003). Kromě výše zmíněných procesů k vysoké druhové bohatosti v oblastech s tropickými klimatickými podmínkami přispívá také skutečnost, že větší množství biologických druhů dokáže žít v teplých a vlhkých oblastech, než v prostředí chladném a suchém (Currie et al. 2004).

Na rozdíl od většiny makroorganismů však dosahují EcM houby nejvyšší druhové bohatosti v rozmezí průměrné roční teploty mezi 5 a 20 °C, což odpovídá teplotě v temperátních oblastech. Teplota má na druhovou bohatost EcM hub větší vliv než vzdálenost od rovníku, jelikož subalpínské ekosystémy v temperátních latitudách dosahují nízkých hodnot druhové bohatosti EcM hub. Vysoká teplota ve vlhkých tropech může urychlovat metabolické procesy v půdě vedoucí k rychlému obratu živin a slabé stratifikaci půd, a tím přispívat k nízké druhové bohatosti EcM hub (Tedersoo et al. 2012, 2014). Tropické lesy naopak dosahují vysoké druhové bohatosti saprotrofních hub (Tedersoo et al. 2014), s nimiž EcM houby kompetují o minerální živiny (Fernandez & Kennedy 2016). Rychlý obrat živin a slabá stratifikace půd jsou v tropických lesích také způsobeny přítomností velkého množství členovců, kteří čerstvě opadané listy rostlin rychle zpracují (Illig et al. 2008; Sánchez-Galindo et al. 2022).

Od většiny makroorganismů se EcM houby liší mimo jiné nízkou druhovou bohatostí v oblastech s vysokými průměrnými ročními srážkami. Nižší druhová bohatost EcM hub v takových oblastech může být způsobena oxidativním stresem vyvolaným nízkou dostupností kyslíku ve vodou nasycených půdách. Ektomykorhizní houby mohou být v prostředí s vysokými srážkami také horšími kompetitory oproti jiným skupinám mikroorganismů (Tedersoo et al. 2012). Naopak v oblastech s nižšími srážkami mohou hostitelské rostliny svým mykobiontům usnadnit kompetici proti jiným mikroorganismům zpřístupněním podzemní vody. Tento proces je poháněn procesem hydraulického zdvihu[4], díky němuž dokážou rostliny zásobovat své mykobionty vodou získanou z hlubokých vrstev půdního horizontu. Díky tomu mají EcM houby, na rozdíl od saprotrofních a parazitických hub, s nimiž EcM houby kompetují, zajištěn přísun vody i během období sucha (Querejeta et al. 2003).

[4] Při hydraulickém zdvihu proudí voda z horních kořenů rostlin do půdy s nižší hodnotou vodního potenciálu, zatímco kořeny v hlubších vrstvách půdy vodu vstřebávají (Caldwell et al. 1998).

4.4. Vliv půdního chemismu na druhovou bohatost ektomykorhizních hub

Jedním z hlavních benefitů EcM symbiózy pro rostliny je zpřístupnění půdních živin. Rostliny, které rostou na půdách s vysokou dostupností živin, nejsou oproti stanovištím s nízkou dostupností půdních živin na ektomykorhize tolik závislé, jelikož si dokážou zajistit velkou část živin samy. Naopak nízká dostupnost živin v prostředí může podporovat tvorbu ektomykorhizy a tím vytvářet zdroj živin pro EcM houby, které jsou na svých hostitelských rostlinách obecně životně závislé (Smith & Read 2008). Větší množství živin dostupných pro EcM houby pak může zvyšovat počet jedinců a tím i životaschopnost jednotlivých populací, což dále zvyšuje celkovou druhovou bohatost společenstev EcM hub (Storch et al. 2018).

V temperátních a boreálních ekosystémech jsou EcM rostliny limitovány obsahem rostlinami využitelných forem půdního dusíku. Dusík se v půdě vyskytuje především v komplexních organických sloučeninách. EcM houby ho díky svým enzymům z těchto komplexních sloučenin vyvazují a následně jej hostitelským rostlinám předávají ve formě jednodušších sloučenin (Smith & Read 2008). Dusík však neovlivňuje jen rozšíření EcM rostlin, ale také druhovou bohatost jejich mykobiontů. V půdě se dusík může vyskytovat ve velkém množství rozlišných forem a jednotlivé druhy EcM hub spolu o půdní dusík kompetují. Různé druhy EcM hub se vzájemně liší ve své enzymatické výbavě a zaměřují se na vyhledávání rozdílných forem dusíku, což může umožnit koexistenci většího množství druhů EcM hub v důsledku snížení kompetice rozdělením půdní niky (Buée et al. 2007; Talbot & Treseder 2010).

Houby obecně dokážou, na rozdíl např. od bakterií, žít při poměrně široké valenci půdního pH. Při půdním pH vzdáleném od hodnot optimálních pro houby však může dojít k inhibici jejich životních funkcí (Rousk et al. 2010). Naopak optimální hodnoty pH umožňují houbám v daném prostředí prosperovat, což může zvyšovat jejich abundanci a tím i celkovou druhovou bohatost (Rousk et al. 2010; Storch et al. 2018). Ektomykorhizní houby dosahují nejvyšší druhové bohatosti v mírně kyselých půdách. Půdní pH mohou ovlivňovat některé druhy rostlin. Např. druhy *Pinus sylvestris* a *Picea abies* půdní pH snižují, což může přispívat k vyšší druhové bohatosti EcM hub v temperátních a boreálních ekosystémech, ve kterých tyto rostliny vytvářejí husté a souvislé porosty (Smith & Read 2008; Tedersoo et al. 2014, 2020). Vliv pH na druhovou bohatost EcM hub se však mírně liší v tropických a temperátních ekosystémech. V temperátních oblastech dosahují EcM houby oproti tropickým ekosystémům nejvyšší druhové bohatosti při vyšších, ale stále mírně kyselých hodnotách pH (Pärtel et al. 2016).

4.5. Vzájemné interakce environmentálních faktorů

Zmíněné environmentální faktory většinou nepůsobí na druhovou bohatost EcM hub odděleně, ale vzájemně spolu interagují (Tedersoo et al. 2014). Klimatické proměnné jsou silně ovlivněny vzdáleností od rovníku. Průměrné množství ročních srážek dosahuje nejvyšších hodnot v rovníkových latitudách. S rostoucí latitudou jejich množství klesá přibližně do obratníkových oblastí, kde se tento trend obrací a množství srážek následně do oblastí v temperátních latitudách roste. Od temperátních zeměpisných šířek množství srážek postupně znovu klesá až k pólům, kde dosahuje nejnižších hodnot (Manabe 2019). S rostoucí latitudou také klesá průměrná roční teplota (Feulner et al. 2013). Teplota a množství srážek ovlivňují např. dostupnost vody a živin pro hostitelské rostliny, což může mít vliv na jejich rozšíření a fylogenetickou diverzitu (Tedersoo et al. 2014). Nižší teplota ve vyšších latitudách též snižuje rychlost dekompozice. Jelikož EcM houby zpřístupňují hostitelským rostlinám dusík, jeho nízká dostupnost vlivem nízké dekompozice favorizuje dominanci EcM hub v chladných oblastech. Naopak arbuskulárně mykorhizní houby zpřístupňují rostlinám zejména fosfor a dominují v teplých oblastech s vyšší rychlostí dekompozice a vyšší dostupností dusíku (Steidinger et al. 2019). Velká část mikroorganismů vykazuje při vyšší teplotě a vlhkosti vyšší biologickou aktivitu (Pietikäinen et al. 2005). Biologická aktivita mikroorganismů může ovlivňovat půdní pH, jelikož mikroorganismy produkují enzymy, jejichž působení uvolňuje do půdy anionty a kationty (Liu et al. 2020; Wang et al. 2023). Půdní pH pak může ovlivňovat dostupnost minerálních látek důležitých pro EcM houby i rostliny, jako je např. vápník a hořčík (Miyazawa et al. 2001). Z takto komplexních vztahů mezi jednotlivými environmentálními faktory je patrné, že změna některého z těchto faktorů (jako např. v současnosti probíhající změna klimatu) může vést ke změně druhové bohatosti EcM hub na velkých prostorových škálách nejen přímo, ale také nepřímo indukcí změn ostatních environmentálních faktorů.

4.6. Porovnání diverzity EcM hub mezi různými ekosystémy

V předchozích kapitolách byly nastíněny nejdůležitější faktory ovlivňující druhovou bohatost EcM hub na velkých prostorových škálách. Tato část práce se již zaměřuje na samotnou diverzitu EcM hub na globální škále, za níž zmíněné faktory stojí. Většina makroorganismů dosahuje nejvyšší druhové bohatosti v nízkých latitudách (Mittelbach et al. 2007), čemuž odpovídá i druhová bohatost hub saprotrofních a parazitických. Od těchto skupin se však svým gradientem diverzity značně liší EcM houby, jejichž druhová bohatost vrcholí v temperátních a mediteránních oblastech severní polokoule (Tedersoo et al. 2014).

V různých ekosystémech se může složení společenstev EcM hub výrazně lišit, nebo se naopak může vzájemně podobat, v závislosti na faktorech, jako je biogeografická historie a rozšíření hostitelských rostlin. Společenstva EcM hub z temperátních lesů severní polokoule se svým složením podobají boreálním lesům a arktické tundře. Tyto oblasti totiž představují současné, či historické areály rozšíření nejstarší čeledi hostitelských rostlin, Pinaceae. Naopak temperátní lesy jižní polokoule se složením společenstev EcM hub nejvíce podobají tropickým deštným lesům a mediteránním oblastem, jelikož se mnoho taxonů EcM hub rozšířených v temperátních a mediteránních oblastech Austrálie vyskytuje také v tropických deštných lesích Nové Guiney (Tedersoo et al. 2014).

Environmentální faktory neovlivňují pouze celkovou druhovou bohatost EcM hub, ale také jejich fylogenetickou diverzitu. Jednotlivé fylogenetické linie EcM hub vykazují tři hlavní vzorce v rozšíření: kosmopolitní, holarktické (zahrnující Evropu, Severní Ameriku a Asii) a australské (zahrnující Austrálii, Nový Zéland a Patagonii). V regionech holarktické oblasti se zastoupení linií EcM hub vzájemně značně podobá. Ve všech třech světadílech holarktické oblasti jsou zastoupeny všechny fylogenetické linie EcM hub kromě linií /austropaxillus a /descolea. Naproti tomu nejsou známy žádné linie, jejichž rozšíření by bylo omezeno pouze na tropické oblasti. Linie /austropaxillus a /descolea se vyskytují v regionech australské oblasti, které naopak kompletně postrádají zástupce 11 linií. Globální rozšíření vykazuje dohromady 16 linií, mezi něž patří např. /tomentella-thelephora a /russula-lactarius (Tedersoo et al. 2010a).

Naprostá většina studií, které se zabývají diverzitou EcM hub, se zaměřuje na jejich lokální (alfa) diverzitu. O celkové početnosti druhů EcM hub vyskytujících se v jednotlivých biogeografických oblastech toho ví současná věda podstatně méně. Z geografických oblastí dosahuje nejvyšší regionální (gamma) diverzity EcM hub Evropa s 2375 nalezenými druhy, následovaná východní Asií s 1780 druhy a Austrálií s 1103 druhy. Naopak nejnižší regionální diverzity EcM hub dosahuje Madagaskar a Nový Zéland s 304, resp. 309 nalezenými druhy (Tedersoo et al. 2014). Tyto výsledky však mohou být zkresleny skutečností, že v Evropě probíhá výrazně intenzivnější vzorkování a výzkum, než např. v tropických oblastech (Tedersoo et al. 2010a, 2014).

5. Závěr

Druhová bohatost EcM hub je na velkých prostorových škálách ovlivněna mnoha faktory, které spolu vzájemně interagují. Dlouhou dobu převládalo mínění, že rozšíření mikroorganismů, mezi něž patří i EcM houby, odpovídá hypotéze Baase Beckinga, podle níž jsou různé druhy mikroorganismů díky svým vysokým disperzním schopnostem na Zemi rozšířeny kosmopolitně, ale limitující environmentální faktory mohou bránit mikroorganismům úspěšné kolonizaci prostředí (Baas Becking 1934, podle De Wit & Bouvier 2006). Kosmopolitnímu rozšíření jednotlivých druhů EcM hub však částečně brání jejich disperzní limitace. Pokud by dále byly EcM houby rozšířeny pouze dle environmentálních faktorů prostředí, měly by se ve stejných latitudách severní i jižní polokoule vyskytovat stejné taxony. Na jižní polokouli se však nevyskytuje řada linií EcM hub typických pro oblasti severní polokoule, jako např. /geopora a /wilcoxina, a naopak na severní polokouli zcela chybí linie /descolea (Tedersoo et al. 2010a). Rozšíření EcM hub totiž kromě environmentálních faktorů silně ovlivňuje biogeografická historie, kterou EcM houby prodělaly společně se svými hostitelskými rostlinami. Z environmentálních faktorů hraje důležitou roli především fylogenetická diverzita a hustota hostitelských rostlin, neboť na nich jsou EcM houby životně závislé (Smith & Read 2008). Vysoká fylogenetická diverzita hostitelských rostlin může umožnit koexistenci velkého množství druhů EcM hub s hostitelskými preferencemi, což je pozorovatelné zejména v temperátních lesích typických výskytem většího množství kodominantních linií EcM rostlin (Tedersoo & Nara 2010). Jelikož však ostatní biomy (tropické deštné lesy, savany, mediteránní oblasti, tajga a tundra) obvykle dosahují nízké fylogenetické diverzity hostitelských rostlin a EcM houby obecně vykazují nízké hostitelské preference (Kennedy et al. 2003; Põlme et al. 2018), je jejich druhová bohatost na globální škále ovlivněna zejména hustotou EcM vegetace.

Naprostá většina vědeckých studií zabývajících se diverzitou EcM hub se zaměřuje na jejich lokální (alfa) diverzitu. Regionální (gamma) diverzitě EcM hub je ve vědecké literatuře věnována jen malá pozornost, a tak se tato oblast nabízí jako možný směr budoucího výzkumu.

Nastíněnou problematikou bych se chtěl dále zabývat i ve své diplomové práci vedené v Mikrobiologickém ústavu Akademie věd, ve které by byly pro studium faktorů ovlivňujících diverzitu fylogenetických linií EcM hub na velkých prostorových škálách využity genové sekvence a environmentální metadata z databáze GlobalFungi (Větrovský et al. 2020).

6. Seznam použité literatury

* značí sekundární citaci

Anthony M. A., Crowther T. W., van der Linde S., Suz L. M., Bidartond, M. I., Cox F., Schaub M., Rautio P., Ferretti M., Vesterdal L., De Vos B., Dettwiler M., Eickenscheidt N., Schmitz A., Meesenburg H., Andreae H., Jacob F., Dietrich H. P., Waldner P., Gessler A., Frey B., Schramm O., van den Bulk P., Hensen A. & Averill C. (2022): Forest tree growth is linked to mycorrhizal fungal composition and function across Europe. *ISME Journal* 16(5): 1327–1336.

Ashkannejhad S. & Horton T. R. (2006): Ectomycorrhizal ecology under primary succession on coastal sand dunes: Interactions involving Pinus contorta, suilloid fungi and deer. *New Phytologist* 169(2): 345–354.

Aučina A., Rudawska M., Wilgan R., Janowski D., Skridaila A., Dapkūnienė S. & Leski T. (2019): Functional diversity of ectomycorrhizal fungal communities along a peatland–forest gradient. *Pedobiologia* 74: 15–23.

*Baas Becking L. G. M. (1934): Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. *The Hague, the Netherlands: W.P. Van Stockum & Zoon.*

Bergh N. G. & Linder H. P. (2009): Cape diversification and repeated out-of-southern-Africa dispersal in paper daisies (Asteraceae-Gnaphalieae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51(1): 5–18.

Bjorbækmo M. F. M., Carlsen T., Brysting A., Vrålstad T., Høiland K., Ugland K. I., Geml J., Schumacher T., Kauserud H. (2010): High diversity of root associated fungi in both alpine and arctic *Dryas Octopetala*. *BMC Plant Biology* 10(1).

Borovička J. & Řanda Z. (2007): Distribution of iron, cobalt, zinc and selenium in macrofungi. *Mycological Progress* 6(4): 249–259.

Botnen S., Vik U., Carlsen T., Eidesen P. B., Davey M. L. & Kauserud H. (2014): Low host specificity of root-associated fungi at an Arctic site. *Molecular Ecology* 23(4): 975–985.

Brundrett M. C. (2017): Distribution and Evolution of Mycorrhizal Types and Other Specialised Roots in Australia. In: Tedersoo L. (ed.): *Biogeography of Mycorrhizal Symbioses* 230: 361–394.

Bruns T. D., Bidartondo M. I. & Lee Taylor D. (2002): Host Specificity in Ectomycorrhizal Communities: What Do the Exceptions Tell Us? *Integrative and Comparative Biology* 42(2): 352–359.

Bruns T. D., Peay K. G., Boynton P. J., Grubisha L. C., Hynson N. A., Nguyen N. H. & Rosenstock N. P. (2009): Inoculum potential of Rhizopogon spores increases with time over the first 4 yr of a 99-yr spore burial experiment. *New Phytologist* 181(2): 463–470.

Buée M., Courty P. E., Mignot D. & Garbaye J. (2007): Soil niche effect on species diversity and catabolic activities in an ectomycorrhizal fungal community. *Soil Biology and Biochemistry* 39(8): 1947–1955.

Burns J. H., Anacker B. L., Strauss S. Y. & Burke D. J. (2015): Soil microbial community variation correlates most strongly with plant species identity, followed by soil chemistry, spatial location and plant genus. *AoB PLANTS* 7.

Byler K. A., Carmi-Veal M., Fine M. & Goulet T. L. (2013): Multiple Symbiont Acquisition Strategies as an Adaptive Mechanism in the Coral Stylophora pistillata. *PLoS ONE* 8(3).

Cairney J. W. G. & Bastias B. A. (2007): Influences of fire on forest soil fungal communities. *Canadian Journal of Forest Research* 37(2): 207–215.

Caldwell M. M., Dawson T. E. & Richards J. H. (1998): Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113: 151–161.

Cao B., Haelewaters D., Schoutteten N., Begerow D., Boekhout T., Giachini A. J., Gorjón S. P., Gunde-Cimerman N., Hyde K. D., Kemler M., Li G. J., Liu D. M., Liu X. Z., Nuytinck J., Papp V., Savchenko A., Savchenko K., Tedersoo L., Theelen B., Thines M., Tomšovský M., Toome-Heller M., Urón J. P., Verbeken A., Vizzini A., Yurkov A. M., Zamora J. C., Zhao, R. L. (2021): Delimiting species in Basidiomycota: a review. *Fungal Diversity* 109(1): 181–237.

Carriconde F., Gardes M., Bellanger J. M., Letellier K., Gigante S., Gourmelon V., Ibanez T., McCoy S., Goxe J., Read J. & Maggia L. (2019): Host effects in high ectomycorrhizal diversity tropical rainforests on ultramafic soils in New Caledonia. *Fungal Ecology* 39: 201–212.

Courty P. E., Franc A., Pierrat J. C. & Garbaye J. (2008): Temporal changes in the ectomycorrhizal community in two soil horizons of a temperate oak forest. *Applied and Environmental Microbiology* 74(18): 5792–5801.

Crowther T. W., Glick H. B., Covey K. R., Bettigole C., Maynard D. S., Thomas S. M., Smith J. R., Hintler G., Duguid M. C., Amatulli G., Tuanmu M. N., Jetz W., Salas C., Stam C., Piotto D., Tavani R., Green S., Bruce G., Williams S. J., Wiser S. K., Huber M. O., Hengeveld G. M., … Bradford M. A. (2015): Mapping tree density at a global scale. *Nature* 525(7568): 201–205.

Currie D. J., Mittelbach G. G., Cornell H. V., Field R., Guégan J. F., Hawkins B. A., Kaufman D. M., Kerr J. T., Oberdorff T., O'Brien E. & Turner J. R. G. (2004): Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7(12): 1121–1134.

Cvetković T., Hinsinger D. D. & Strijk J. S. (2019): Exploring evolution and diversity of Chinese Dipterocarpaceae using next-generation sequencing. *Scientific Reports* 9(1).

De la Estrella M., Forest F., Wieringa J. J., Fougère-Danezan M. & Bruneau A. (2017): Insights on the evolutionary origin of Detarioideae, a clade of ecologically dominant tropical African trees. *New Phytologist* 214(4): 1722–1735.

De Wit R. & Bouvier T. (2006): "Everything is everywhere, but, the environment selects"; what did Baas Becking and Beijerinck really say? *Environmental Microbiology* 8(4): 755–758.

Dickie I. A., Dentinger B. T. M., Avis P. G., McLaughlin D. J. & Reich P. B. (2009): Ectomycorrhizal fungal communities of oak savanna are distinct from forest communities. *Mycologia* 101(4): 473–483.

Diédhiou A. G., Selosse M. A., Galiana A., Diabaté M., Dreyfus B., Bâ A. M., de Faria S. M. & Béna G. (2010): Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rainforest and shared between canopy trees and seedlings. *Environmental Microbiology* 12(8): 2219–2232.

Donoghue M. J. & Smith S. A. (2004): Patterns in the assembly of temperature forests around the Northern Hemisphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359(1450): 1633–1644.

Dutta S., Tripathi S. M., Mallick M., Mathews R. P., Greenwood P. F., Rao M. R. & Summons R. E. (2011): Eocene out-of-India dispersal of Asian dipterocarps. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166(1–2): 63–68.

Enright N. J., Marod D., Bennett I., Froend R. H. & Ladd P. G. (2022): The ecology of conifer persistence in tropical rainforests: Podocarpus neriifolius in northern Thailand. *Plant Ecology* 223(3): 297–314.

Fernandez C. W. & Kennedy P. G. (2016): Revisiting the "Gadgil effect": Do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist* 209(4): 1382–1394.

Feulner G., Rahmstorf S., Levermann A. & Volkwardt S. (2013): On the origin of the surface air temperature difference between the hemispheres in earth's present-day climate. *Journal of Climate* 26(18): 7136–7150.

Finlay B. J. (2002): Global Dispersal of Free-Living Microbial Eukaryote Species. *Science*, 296(5570): 1061–1063.

Francis A. P. & Currie D. J. (2003): A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *American Naturalist* 161(4): 523–536.

Friis E. M., Pedersen K. R. & Schönenberger J. (2006): Normapolles plants: A prominent component of the Cretaceous rosid diversification. *Plant Systematics and Evolution* 260(2–4): 107–140.

Gao C., Shi N. N., Liu Y. X., Peay K. G., Zheng Y., Ding Q., Mi X. C., Ma K. P., Wubet T., Buscot F. & Guo L. D. (2013): Host plant genus-level diversity is the best predictor of ectomycorrhizal fungal diversity in a Chinese subtropical forest. *Molecular Ecology* 22(12): 3403–3414.

Gardes M. & Dahlberg A. (1996): Mycorrhizal diversity in arctic and alpine tundra: an open question. *New Phytologist* 133(1): 147–157.

Garnica S., Spahn P., Oertel B., Ammirati J. & Oberwinkler F. (2011): Tracking the evolutionary history of Cortinarius species in section Calochroi, with transoceanic disjunct distributions. *BMC Evolutionary Biology* 11(1).

Geml J., Timling I., Robinson C. H., Lennon N., Nusbaum H. C., Brochmann C., Noordeloos M. E. & Taylor D. L. (2012): An arctic community of symbiotic fungi assembled by long-distance dispersers: Phylogenetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes in Svalbard based on soil and sporocarp DNA. *Journal of Biogeography* 39(1): 74–88.

Guzmán B. & Vargas P. (2009): Historical biogeography and character evolution of Cistaceae (Malvales) based on analysis of plastid rbcL and trnL-trnF sequences. *Organisms Diversity and Evolution* 9(2): 83–99.

Hackel J., Henkel T. W., Moreau P. A., de Crop E., Verbeken A., Mariana S., Buyck B., Neves M. A., Vasco-Palacios A., Wartchow F., Schimann H., Carriconde F., Garnica S., Courtecuisse R., Gardes M., Manzi S., Louisanna E. & Roy M. (2022): Biogeographic history of a large clade of ectomycorrhizal fungi, the Russulaceae, in the Neotropics and adjacent regions. *New Phytologist* 236(2): 698–713.

Hagerberg D., Thelin G. & Wallander H. (2003): The production of ectomycorrhizal mycelium in forests: Relation between forest nutrient status and local mineral sources. *Plant and Soil* 252(2): 279–290.

Hawkins B. A., Field R., Cornell H. V, Currie D. J., Guégan J.-F., Kaufman D. M., Kerr J. T., Mittelbach G. G., Oberdorff T., O'brien E. M., Porter E. E., Turner J. R. G., Hawkins B. A., Guitgan J.-F. & Turnert J. R. G. (2003): Energy, Water, and Broad-Scale Geographic Patterns of Species Richness. *Source: Ecology*, 84(12): 3105–3117.

Hawksworth D. L. & Lücking R. (2017): Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. *Microbiology Spectrum* 5(4).

Hawley G. L. & Dames J. F. (2004): Mycorrhizal status of indigenous tree species in a forest biome of the Eastern Cape, South Africa. *South African Journal of Science* 100(11): 633–637.

Hibbett D. S. & Matheny P. B. (2009): The relative ages of ectomycorrhizal mushrooms and their plant hosts estimated using Bayesian relaxed molecular clock analyses. *BMC Biology* 7(13).

Hill R. S. (2004): Origins of the southeastern Australian vegetation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359(1450): 1537–1549.

Horton T. R. (2006): The number of nuclei in basidiospores of 63 species of ectomycorrhizal Homobasidiomycetes. *Mycologia* 98(2): 233–238.

Horton T. R. (2017): Spore Dispersal in Ectomycorrhizal Fungi at Fine and Regional Scales. In: Tedersoo L. (ed.): *Biogeography of Mycorrhizal Symbioses* 230: 61–78.

Horton T. R. & Bruns T. D. (2001): The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Molecular Ecology* 10(8): 1855–1871.

Chalot M. & Brun A. (1998): Physiology of organic nitrogen acquisition by ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas. *FEMS Microbiology Reviews* 22(1): 21–44.

Chapela I. H. & Garbelotto M. (2004): Mycological Society of America Phylogeography and Evolution in Matsutake and Close Allies Inferred by Analyses of ITS sequences and AFLPs. *Mycologia* 96(4): 730–741.

Illig J., Schatz H., Scheu S. & Maraun M. (2008): Decomposition and colonization by micro-arthropods of two litter types in a tropical montane rain forest in southern Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 24(2): 157–167.

Ishida T. A., Nara K. & Hogetsu T. (2007): Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: Insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytologist* 174(2): 430–440.

Jabaily R. S., Shepherd K. A., Gardner A. G., Gustafsson M. H. G., Howarth D. G. & Motley T. J. (2014): Historical biogeography of the predominantly Australian plant family Goodeniaceae. *Journal of Biogeography* 41(11): 2057–2067.

Jonsson L., Dahlberg A., Nilsson M.-C., Zackrisson O. & Kårén O. (1999): Ectomycorrhizal fungal communities in late-successional Swedish boreal forests, and their composition following wildfire. *Molecular Ecology* 8(2): 205–215.

Kennedy P. G., Izzo A. D. & Bruns T. D. (2003): There is high potential for the formation of common mycorrhizal networks between understorey and canopy trees in a mixed evergreen forest. *Journal of Ecology* 91: 1071–1080.

Koele N., Dickie I. A., Oleksyn J., Richardson S. J. & Reich P. B. (2012): No globally consistent effect of ectomycorrhizal status on foliar traits. *New Phytologist* 196(3): 845–852.

Kohler A., Kuo A., Nagy L. G., Morin E., Barry K. W., Buscot F., Canbäck B., Choi C., Cichocki N., Clum A., Colpaert J., Copeland A., Costa M. D., Doré J., Floudas D., Gay G., Girlanda M., Henrissat B., Herrmann S., Hess J., … Martin F. (2015): Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics* 47(4): 410–415.

Ladiges P. Y., Udovicic F. & Nelson G. (2003): Australian biogeographical connections and the phylogeny of large genera in the plant family Myrtaceae. *Journal of Biogeography* 30(7): 989–998.

Larson-Johnson K. (2016): Phylogenetic investigation of the complex evolutionary history of dispersal mode and diversification rates across living and fossil Fagales. *New Phytologist* 209(1): 418–435.

Lepage B. A., Currah R. S., Stockey R. A. & Rothwell G. W. (1997): Fossil ectomycorrhizae from the middle Eocene. *American Journal of Botany* 84(3): 410–412.

Li H., Wu S., Ma X., Chen W., Zhang J., Duan S., Gao Y., Kui L., Huang W., Wu P., Shi R., Li Y., Wang Y., Li J., Guo X., Luo X., Li Q., Xiong C., Liu H., Gui M., Sheng J., Dong, Y. (2018): The Genome Sequences of 90 Mushrooms. *Scientific Reports* 8(1).

Lindahl B. D. & Tunlid A. (2015): Ectomycorrhizal fungi - potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* 205(4): 1443–1447.

Liu S., Wang J., Pu S., Blagodatskaya E., Kuzyakov Y., Razavi B. S. (2020): Impact of manure on soil biochemical properties: A global synthesis. *Science of the Total Environment* 745.

Lu Y., Ran J. H., Guo D. M., Yang Z. Y. & Wang X. Q. (2014): Phylogeny and divergence times of gymnosperms inferred from single-copy nuclear genes. *PLoS ONE* 9(9).

Manabe S. (2019): Role of greenhouse gas in climate change. *Tellus, Series A: Dynamic Meteorology and Oceanography* 71(1): 1–13.

Manchester S. R. (1994): Inflorescence bracts of fossil and extant Tilia in North America, Europe, and Asia: patterns of morphologic divergence and biogeographic history. *American Journal of Botany* 81(9): 1176–1185.

Marr K. L., Allen G. A., Hebda R. J. & Mccormick L. J. (2013): Phylogeographical patterns in the widespread arctic-alpine plant Bistorta vivipara (Polygonaceae) with emphasis on western North America. *Journal of Biogeography* 40(5): 847–856.

Martiny J. B. H., Bohannan B. J. M., Brown J. H., Colwell R. K., Fuhrman J. A., Green J. L., Horner-Devine M. C., Kane M., Krumins J. A., Kuske C. R., Morin P. J., Naeem S., Øvreås L., Reysenbach A. L., Smith V. H. & Staley J. T. (2006): Microbial biogeography: Putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology* 4(2): 102–112.

McGuire K. L. (2007): Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology* 88(3): 567–574.

Meidl P., Furneaux B., Tchan K. I., Kluting K., Ryberg M., Guissou M. L., Soro B., Traoré A., Konomou G., Yorou N. S. & Rosling A. (2021): Soil fungal communities of ectomycorrhizal dominated woodlands across West Africa. *MycoKeys* 81: 45–68.

Miller J. T., Murphy D. J., Ho S. Y. W., Cantrill D. J. & Seigler D. (2013): Comparative dating of Acacia: Combining fossils and multiple phylogenies to infer ages of clades with poor fossil records. *Australian Journal of Botany* 61(6): 436–445.

Mittelbach G. G., Schemske D. W., Cornell H. V., Allen A. P., Brown J. M., Bush M. B., Harrison S. P., Hurlbert A. H., Knowlton N., Lessios H. A., McCain C. M., McCune A. R., McDade L. A., McPeek M. A., Near T. J., Price T. D., Ricklefs R. E., Roy K., Sax D. F., Schluter D., Sobel J. M., Turelli, M. (2007): Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10(4): 315–331.

Miyamoto Y., Danilov A. V. & Bryanin S. V. (2021): The dominance of Suillus species in ectomycorrhizal fungal communities on Larix gmelinii in a post-fire forest in the Russian Far East. *Mycorrhiza* 31(1): 55–66.

Miyamoto Y., Maximov T. C., Bryanin S. V., Kononov A. & Sugimoto A. (2022): Host phylogeny is the primary determinant of ectomycorrhizal fungal community composition in the permafrost ecosystem of eastern Siberia at a regional scale. *Fungal Ecology* 55.

Miyazawa M., Pavan M. A., Ziglio C. O. & Franchini J. C. (2001): Reduction of Exchangeable Calcium and Magnesium in Soil with Increasing pH. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44(2): 149–153.

Moyersoen B. (2006): Pakaraimaea dipterocarpacea is ectomycorrhizal, indicating an ancient Gondwanaland origin for the ectomycorrhizal habit in Dipterocarpaceae. *New Phytologist* 172(4): 753–762.

Neumann G. & Martinoia E. (2002): Cluster roots - an underground adaptation for survival in extreme environments. *Trends in Plant Science* 7(4): 162–167.

Ning Y., Li Y., Dong S. B., Yang H. G., Li C. Y., Xiong B., Yang J., Hu Y. K., Mu X. Y. & Xia X. F. (2023): The chromosome-scale genome of Kobresia myosuroides sheds light on karyotype evolution and recent diversification of a dominant herb group on the Qinghai-Tibet Plateau. *DNA Research*: *An International Journal for Rapid Publication of Reports on Genes and Genomes* 30(1).

Nuñez M. A., Hayward J., Horton T. R., Amico G. C., Dimarco R. D., Barrios-Garcia M. N. & Simberloff D. (2013): Exotic Mammals Disperse Exotic Fungi That Promote Invasion by Exotic Trees. *PLoS ONE* 8(6).

Nuske S. J., Anslan S., Tedersoo L., Congdon B. C. & Abell S. E. (2019): Ectomycorrhizal fungal communities are dominated by mammalian dispersed truffle-like taxa in north-east Australian woodlands. *Mycorrhiza* 29(3): 181–193.

Otsing E., Anslan S., Ambrosio E., Koricheva J. & Tedersoo L. (2021): Tree Species Richness and Neighborhood Effects on Ectomycorrhizal Fungal Richness and Community Structure in Boreal Forest. *Frontiers in Microbiology* 12.

Paolocci F., Rubini A., Riccioni C. & Arcioni S. (2006): Reevaluation of the life cycle of Tuber magnatum. *Applied and Environmental Microbiology* 72(4): 2390–2393.

Pärtel M., Bennett J. A. & Zobel M. (2016): Macroecology of biodiversity: disentangling local and regional effects. *The New Phytologist* 211(2): 404–410.

Pärtel M., Szava-Kovats R. & Zobel M. (2011): Dark diversity: Shedding light on absent species. *Trends in Ecology and Evolution* 26(3): 124–128.

Peay K. G., Kennedy P. G., Davies S. J., Tan S. & Bruns T. D. (2010): Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: Community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New Phytologist* 185(2): 529–542.

Peay K. G., Kennedy P. G. & Talbot J. M. (2016): Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology* 14(7): 434–447.

Peay K. G., Schubert M. G., Nguyen N. H. & Bruns T. D. (2012): Measuring ectomycorrhizal fungal dispersal: Macroecological patterns driven by microscopic propagules. *Molecular Ecology* 21(16): 4122–4136.

Pellegrino G., Luca, A. & Bellusci F. (2016): Relationships between orchid and fungal biodiversity: Mycorrhizal preferences in Mediterranean orchids. *Plant Biosystems* 150(2): 180–189.

Pietikäinen J., Pettersson M. & Bååth E. (2005): Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates. *FEMS Microbiology Ecology* 52(1): 49–58.

Plassard C., Louche J., Ali M. A., Duchemin M., Legname E. & Cloutier-Hurteau B. (2011): Diversity in phosphorus mobilisation and uptake in ectomycorrhizal fungi. *Annals of Forest Science* 68(1): 33–43.

Põlme S., Abarenkov K., Henrik Nilsson R., Lindahl B. D., Clemmensen K. E., Kauserud H., Nguyen N., Kjøller R., Bates S. T., Baldrian P., Frøslev T. G., Adojaan K., Vizzini A., Suija A., Pfister D., Baral H. O., Järv H., Madrid H., Nordén J., … Tedersoo, L. (2020). FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. *Fungal Diversity 105*(1): 1–16.

Põlme S., Bahram M., Jacquemyn H., Kennedy P., Kohout P., Moora M., Oja J., Öpik M., Pecoraro L., & Tedersoo L. (2018): Host preference and network properties in biotrophic plant–fungal associations. *New Phytologist* 217(3): 1230–1239.

Poole I. (2002): Systematics of cretaceous and tertiary Nothofagoxylon: Implications for southern hemisphere biogeography and evolution of the Nothofagaceae. *Australian Systematic Botany* 15(2): 247–276.

Querejeta J. I., Egerton-Warburton L. M. & Allen M. F. (2003): Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia* 134(1): 55–64.

Richard F., Millot S., Gardes M. & Selosse M. A. (2005): Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by Quercus ilex. *New Phytologist* 166(3): 1011–1023.

Richard F., Moreau P. A., Selosse M. A.& Gardes M. (2004): Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi in an old-growth Mediterranean forest dominated by Quercus ilex L. *Canadian Journal of Botany* 82(12): 1711–1729.

Richard F., Roy, M., Shahin O., Sthultz C., Duchemin M., Joffre R. & Selosse M. A. (2011): Ectomycorrhizal communities in a Mediterranean forest ecosystem dominated by Quercus ilex: Seasonal dynamics and response to drought in the surface organic horizon. *Annals of Forest Science* 68(1): 57–68.

Ricklefs R. E. (2004): A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7(1): 1–15.

Rinaldi A., Comandini O. & Kuyper T. W. (2008): Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* 33: 1–45.

Rincón A., Santamaría B. P., Ocaña L. & Verdú M. (2014): Structure and phylogenetic diversity of post-fire ectomycorrhizal communities of maritime pine. *Mycorrhiza* 24(2): 131–141.

Rodríguez-Echeverría S., Teixeira H., Correia M., Timóteo S., Heleno R., Öpik M. & Moora M. (2017): Arbuscular mycorrhizal fungi communities from tropical Africa reveal strong ecological structure. *New Phytologist* 213(1): 380–390.

Rosindell J., Hubbell S. P. & Etienne R. S. (2011): The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in Ecology and Evolution* 26(7): 340–348.

Rousk J., Bååth E., Brookes P. C., Lauber C. L., Lozupone C., Caporaso J. G., Knight R. & Fierer, N. (2010): Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *ISME Journal* 4(10): 1340–1351.

Ryberg M. & Brandon Matheny P. (2012): Asynchronous origins of ectomycorrhizal clades of Agaricales. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1735): 2003–2011.

Sánchez-Galindo L. M., Sandmann D., Marian F., Lauermann T., Maraun M. & Scheu S. (2022): Differences in leaf and root litter decomposition in tropical montane rainforests are mediated by soil microorganisms not by decomposer microarthropods. *PeerJ* 10.

Sato H., Tsujino R., Kurita K., Yokoyama K. & Agata K. (2012). Modelling the global distribution of fungal species: New insights into microbial cosmopolitanism. *Molecular Ecology* 21(22): 5599–5612.

Schoch C. L., Seifert K. A., Huhndorf S., Robert V., Spouge J. L., Levesque C. A., Chen W., Bolchacova E., Voigt K., Crous P. W., Miller A. N., Wingfield M. J., Aime M. C., An K. D., Bai F. Y., Barreto R. W., Begerow D., Bergeron M. J., Blackwell M., … Schindel D. (2012): Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109(16): 6241–6246.

Sites J. W. & Marshall J. C. (2004): Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 199–227.

Skeels A. & Cardillo M. (2017): Environmental niche conservatism explains the accumulation of species richness in Mediterranean-hotspot plant genera. *Evolution* 71(3): 582–594.

Smith M. E., Douhan G. W., Fremier A. K., Rizzo D. M. (2009): Are true multihost fungi the exception or the rule? Dominant ectomycorrhizal fungi on Pinus sabiniana differ from those on co- occurring Quercus species. *New Phytologist* 182(2): 287–290.

Smith M. E., Douhan G. W. & Rizzo D. M. (2007): Ectomycorrhizal community structure in a xeric Quercus woodland based on rDNA sequence analysis of sporocarps and pooled roots. *New Phytologist* 174(4): 847–863.

Smith M. E., Henkel T. W., Catherine Aime M., Fremier A. K. & Vilgalys R. (2011): Ectomycorrhizal fungal diversity and community structure on three co-occurring leguminous canopy tree species in a Neotropical rainforest. *New Phytologist* 192(3): 699–712.

Smith M. E., Henkel T. W., Uehling J. K., Fremier A. K., Clarke H. D. & Vilgalys R. (2013): The Ectomycorrhizal Fungal Community in a Neotropical Forest Dominated by the Endemic Dipterocarp Pakaraimaea dipterocarpacea. *PLoS ONE* 8(1).

Smith S. E. & Read D. (2008): Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, 787 s.

Socolar J. B., Gilroy J. J., Kunin W. E. & Edwards D. P. (2016): How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 31(1): 67–80.

Song Z.-C., Wang W.-M. & Fei H. (2004): Fossil Pollen Records of Extant Angiosperms in China. *The Botanical Review* 70(4): 425–458.

Soudzilovskaia N. A., van Bodegom P. M., Terrer C., Zelfde M. van't, McCallum I., Luke McCormack M., Fisher J. B., Brundrett M. C., de Sá N. C. & Tedersoo L. (2019): Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nature Communications* 10(1).

Soudzilovskaia N. A., van der Heijden M. G. A., Cornelissen J. H. C., Makarov M. I., Onipchenko V. G., Maslov M. N., Akhmetzhanova A. A. & van Bodegom P. M. (2015): Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytologist* 208(1): 280–293.

Steidinger B. S., Crowther T. W., Liang J., Van Nuland M. E., Werner G. D. A., Reich P. B., Nabuurs G., de-Miguel S., Zhou M., Picard N., Herault B., Zhao X., Zhang C., Routh D., Peay K. G., Abegg M., Adou Yao C. Y., Alberti G., Almeyda Zambrano A., … Zo-Bi I. C. (2019): Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. *Nature* 569(7756): 404–408.

Storch D., Bohdalková E., & Okie J. (2018): The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. *Ecology Letters* 21(6): 920–937.

Strullu-Derrien C., Selosse M. A., Kenrick P. & Martin F. M. (2018): The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytologist* 220(4): 1012–1030.

Suz L. M., Barsoum N., Benham S., Dietrich H. P., Fetzer K. D., Fischer R., García P., Gehrman J., Kristöfel F., Manninger M., Neagu S., Nicolas M., Oldenburger J., Raspe S., Sánchez G., Schröck H. W., Schubert A., Verheyen K., Verstraeten A. & Bidartondo M. I. (2014): Environmental drivers of ectomycorrhizal communities in Europe's temperate oak forests. *Molecular Ecology* 23(22): 5628–5644.

Talbot J. M. & Treseder K. K. (2010): Controls over mycorrhizal uptake of organic nitrogen. *Pedobiologia* 53(3): 169–179.

Tedersoo L. (2017): Global Biogeography and Invasions of Ectomycorrhizal Plants: Past, Present and Future. In: Tedersoo L. (ed.): *Biogeography of Mycorrhizal Symbioses* 230: 469–531.

Tedersoo L., Anslan S., Bahram M., Drenkhan R., Pritsch K., Buegger F., Padari A., Hagh-Doust N., Mikryukov V., Gohar D., Amiri R., Hiiesalu I., Lutter R., Rosenvald R., Rähn E., Adamson K., Drenkhan T., Tullus H., Jürimaa K., … Abarenkov K. (2020): Regional-Scale In-Depth Analysis of Soil Fungal Diversity Reveals Strong pH and Plant Species Effects in Northern Europe. *Frontiers in Microbiology* 11.

Tedersoo L., Bahram M., Jairus T., Bechem E., Chinoya S., Mpumba R., Leal M., Randrianjohany E., Razafimandimbison S., Sadam A., Naadel T. & Kãljalg U. (2011): Spatial structure and the effects of host and soil environments on communities of ectomycorrhizal fungi in wooded savannas and rain forests of Continental Africa and Madagascar. *Molecular Ecology* 20(14): 3071–3080.

Tedersoo L., Bahram M., Põlme S., Kõljalg U., Yorou N. S., Wijesundera R., Ruiz L. V., Vasco-Palacios A. M., Thu P. Q., Suija A., Smith M. E., Sharp C., Saluveer E., Saitta A., Rosas M., Riit T., Ratkowsky D., Pritsch K., Põldmaa K., … Abarenkov K. (2014): Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346(6213).

Tedersoo, L., Bahram M., Toots M., Diédhiou A. G., Henkel T. W., Kjoller R., Morris M. H., Nara K., Nouhra E., Peay K. G., Põlme S., Ryberg M., Smith M. E. & Kõljalg U. (2012): Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Molecular Ecology* 21(17): 4160–4170.

Tedersoo L. & Brundrett M. C. (2017): Evolution of Ectomycorrhizal Symbiosis in Plants. In: Tedersoo L. (ed.): *Biogeography of Mycorrhizal Symbioses* 230: 407–467.

Tedersoo L., Jairus T., Horton B. M., Abarenkov K., Suvi T., Saar I. & Kõljalg U. (2008): Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. *New Phytologist* 180(2): 479–490.

Tedersoo L., May T. W. & Smith M. E. (2010a): Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: Global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20(4): 217–263.

Tedersoo L. & Nara K. (2010): General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 185(2): 351–354.

Tedersoo L., Sadam A., Zambrano M., Valencia R. & Bahram M. (2010b): Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a neotropical biodiversity hotspot. *ISME Journal* 4(4): 465–471.

Tedersoo L. & Smith M. E. (2017): Ectomycorrhizal Fungal Lineages: Detection of Four New Groups and Notes on Consistent Recognition of Ectomycorrhizal Taxa in High-Throughput Sequencing Studies. In: Tedersoo L. (ed.): *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* 230: 125–142.

Tedersoo L., Suvi T., Larsson E. & Kõljalg U. (2006): Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycological Research* 110(6): 734–748.

Thornhill A. H., Ho S. Y. W., Külheim C. & Crisp M. D. (2015): Interpreting the modern distribution of Myrtaceae using a dated molecular phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 93: 29–43.

Timling I., Dahlberg A., Walker D. A., Gardes M., Charcosset J. Y., Welker J. M. & Taylor D. L. (2012): Distribution and drivers of ectomycorrhizal fungal communities across the North American Arctic. *Ecosphere* 3(11): 1-25.

Toon A., Cook L. G. & Crisp M. D. (2014): Evolutionary consequences of shifts to bird-pollination in the Australian pea-flowered legumes (Mirbelieae and Bossiaeeae). *BMC Evolutionary Biology* 14: 43–43.

Trimble M. J. & van Aarde R. J. (2012): Geographical and taxonomic biases in research on biodiversity in human-modified landscapes. *Ecosphere* 3(12): 1–16.

Tuomisto H. (2010): A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33(1): 2–22.

Valente L. M. & Vargas P. (2013): Contrasting evolutionary hypotheses between two mediterranean-climate floristic hotspots: The cape of southern Africa and the mediterranean basin. *Journal of Biogeography* 40(11): 2032–2046.

Valentine L. L., Fiedler T. L., Hart A. N., Petersen C. A., Berninghausen H. K. & Southworth D. (2004): Diversity of ectomycorrhizas associated with Quercus garryana in southern Oregon. *Canadian Journal of Botany* 82(1): 123–135.

Veevers J. J. (2004): Gondwanaland from 650-500 Ma assembly through 320 Ma merger in Pangea to 185-100 Ma breakup: Supercontinental tectonics via stratigraphy and radiometric dating. *Earth-Science Reviews* 68(1–2): 1–132.

Větrovský T., Morais D., Kohout P., Lepinay C., Algora C., Awokunle Hollá S., Bahnmann B. D., Bílohnědá K., Brabcová V., D'Alò F., Human Z. R., Jomura M., Kolařík M., Kvasničková J., Lladó S., López-Mondéjar R., Martinović T., Mašínová T., Meszárošová L., … Baldrian P. (2020): GlobalFungi, a global database of fungal occurrences from high-throughput-sequencing metabarcoding studies. *Scientific Data* 7(1).

Volk T. J. (2013): Fungi. In: Levin S. (ed.): *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition* 3: 624–640.

Wallen R. M. & Perlin M. H. (2018): An overview of the function and maintenance of sexual reproduction in dikaryotic fungi. *Frontiers in Microbiology* 9(503).

Wang B. & Qiu Y. L. (2006): Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16(5): 299–363.

Wang S., Hu K., Feng P., Qin W. & Leghari S. J. (2023): Determining the effects of organic manure substitution on soil pH in Chinese vegetable fields: a meta-analysis. *Journal of Soils and Sediments* 23(1): 118–130.

Wang X. Q. & Ran J. H. (2014): Evolution and biogeography of gymnosperms. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 75(1): 24–40.

Whittaker R. H. (1972): Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21(2): 213–251.

Wiens J. J. & Donoghue M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19(12): 639–644.

Wikström N., Savolainen V. & Chase M. W. (2001): Evolution of the angiosperms: Calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268(1482): 2211–2220.

Willig M. R., Kaufman D. M. & Stevens R. D. (2003): Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273–309.

Wurzburger N., Hartshorn A. S. & Hendrick R. L. (2004): Ectomycorrhizal fungal community structure across a bog-forest ecotone in southeastern Alaska. *Mycorrhiza* 14(6): 383-389.

Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E. & Billups K. (2001): Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 5517(292): 686–693.

Zhao Y., Zhang R., Jiang K. W., Qi J., Hu Y., Guo J., Zhu R., Zhang T., Egan A. N., Yi T. S., Huang C. H. & Ma H. (2021): Nuclear phylotranscriptomics and phylogenomics support numerous polyploidization events and hypotheses for the evolution of rhizobial nitrogen-fixing symbiosis in Fabaceae. *Molecular Plant* 14(5): 748–773.